Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

The gift of the Zoologische Station zu Neapel

No. 7098.

May 25, 1889 - Feb. 26, 1891

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

NEUNTER BAND.

MIT 25 TAFELN UND 39 ABBILDUNGEN IM TEXT.

BERLIN,
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.
1889—1891.

Inhalt des neunten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 27. April 1889.

Seite

Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. Per P. Mingazzini. (Con le tavole 1—4.) 1

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. I. Von M. v. Davidoff. (Mit Taf. 5 und 6.) 113

Note intorno alle specie mediterranee del genere *Scopelus* di Fed. Raffaele. (Con la tavola 7.) 179

Zweites Heft.

Ausgegeben den 24. September 1889.

Die Antipathiden des Golfes von Neapel. Von G. v. Koch. (Mit 10 Abbildungen im Text.) 187

Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. Von B. Friedlaender. (Mit Tafel 8.) 205

Richerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Insetti perfetti). Per P. Mingazzini. (Con le tavole 9—11.) 266

Drittes Heft.

Ausgegeben den 3. Juni 1890.

Sullo spostamento postembrionale della cavità addominale nei Teleostei. Nota di F. Raffaele. (Con le tavole 12 e 13.) 305

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Von A. Dohrn. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. (Mit Tafel 14 u. 15.) 330

Seite

Metodi usati nella Stazione zoologica per la conservazione degli animali marini da S. Lo Bianco 435

Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken. Von H. Ambronn . 475

Über den Glanz der Sapphirinen. Von H. Ambronn 479

Viertes Heft.

Ausgegeben den 15. Januar 1891.

Über Bau und Entwicklung der Chorda von *Amphioxus*. Von B. Lwoff. (Mit Tafel 16.) 483

Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. Per G. Cano. (Con la tavola 17.). 503

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. II. Von M. v. Davidoff. (Mit Tafel 18—24 und 1 Zinkographie.) 533

Die Alcyonacea des Golfes von Neapel. Von G. v. Koch. (Mit 28 Zinkographien im Text und Tafel 25 in Lichtdruck.) 652

Berichtigungen:

Seite	56	Zeile	7	von	unten	statt	**hanno, confermato**	lies	**hanno confermato**
»	59	»	20	»	oben	»	**ehc**	»	**che**
»	104	»	13	»	unten	»	**assoluta,**	»	**assoluta, che**
»	177	»	2	»	oben	»	**86**	»	**85**
»	185	»	20	»	oben	»	**delle codale**	»	**della dorsale**
»	338	»	9	»	unten	»	**15**	»	**12**
»	418	»	11	»	unten	»	**Redution**	»	**Reduction**
»	419	»	1	»	oben	»	**5**	»	**6**
»	427	»	1	»	oben	»	**6**	»	**7**
»	434	»	1	»	unten	»	**388**	»	**338**

Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi

del

Dott. P. Mingazzini.

Con le tavole 1—4.

Le prime ricerche sull' anatomia del canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi sono state fatte dallo Swammerdam[1]. Questo autore descrisse minutamente la forma dell' intestino della larva di *Oryctes nasicornis* e nominò le varie parti di cui si compone. Chiamò esofago la prima parte sottile e corta del canale digerente, che dalla bocca conduce allo stomaco. Divise lo stomaco o ventricolo in tre diverse parti: anteriore, media e posteriore, notando le varie forme dei cecchi glandolari o tubuli che vi si aprono. Distinse col nome di piloro l'estremo posteriore del ventricolo, e denominò intestino tenue il tratto intestinale che parte da questo punto e termina nella parte dilatata dell' intestino, che viene ora chiamata sacco. Al sacco dette il nome di crasso e l'ultima parte dell' intestino che parte dal crasso e va a terminarsi all' ano, la chiamò retto. Fece inoltre il paragone tra l'intestino della larva e quello della ninfa, notando i mutamenti di forma che esso subisce in quest' ultimo stadio.

In seguito Ramdohr[2] estese le conoscenze sull' anatomia dell' intestino di queste larve, descrivendolo nell' *Oryctes nasicornis*, nella

[1] Jan Swammerdam, Bijbel der Nature, Leyden 1737. Vol. 1. pag. 313. Vol. 2. tav. 27 figg. 11 e 12.

[2] A. Ramdohr, Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. Halle 1811. pag. 121—128. tav. 7 fig. 2 e 3, tav. 8 fig. 3.

Melolontha e nella *Cetonia aurata*. Questo autore non modificò punto la nomenclatura delle varie parti del tubo digerente già adottata dallo Swammerdam.

Marcel De Serres[1] descrisse pure l'intestino delle larve di *Oryctes nasicornis*, di *Melolontha vulgaris* e *M. villosa*. Egli però non usò la nomenclatura adottata dai precedenti autori ed i nomi che dette alle differenti parti non sono per nulla adatti, nel senso che si dà loro nei Vertebrati, alle funzioni che compiono. Ai cechi glandolari che sboccano nel mesenteron dette il nome di vasi epatici; chiamò gozzo (gésier) la parte anteriore, dilatata, dell' intestino tenue e nominò duodeno o ceco il sacco. Inoltre egli ammise l'esistenza di tre valvole: una fra l'esofago e lo stomaco, l'altra fra lo stomaco ed il gozzo, e la terza fra il duodeno ed il retto.

Il maggior contributo intorno all' anatomia comparata delle larve di Lamellicorni fitofagi è stato portato dal De Haan[2]. Egli descrisse e figurò con molta precisione gli intestini delle larve di *Oryctes nasicornis*, *Scarabaeus gideon*, *Cetonia aurata*, *C. aenea*, *Polyphylla fullo*, *Gnorimus nobilis* ed *Hoplia*(?). Divise lo stomodaeum in due diverse parti: una anteriore, assai ristretta, che chiamò esofago, l'altra posteriore, dilatata, a cui dette il nome di ingluvie (jabot). Il sacco lo chiamò colon.

Léon Dufour[3] illustrò nuovamente l'anatomia del canale digestivo della larva di *Cetonia aurata*. Anche egli per lo stomodaeum seguì la divisione e la nomenclatura adottata dal De Haan. Chiamò assai impropriamente la valvola tra lo stomodaeum ed il mesenteron col nome di valvola pilorica ed i cechi dello stomaco li denominò borse ventricolari; tra il mesenteron ed il proctodaeum descrisse una altra valvola chiamandola valvola ileo-cecale, ed al sacco dette il nome di ceco.

Delle nozioni assai precise intorno all' anatomia, istiologia e fisiologia dello stomodaeum e mesenteron della larva di *Oryctes*

---

[1] Marcel De Serres, Observations sur les usages des diverses parties du tube intestinal des Insectes. in: Ann. Mus. H. N. Paris Vol. 20. 1813. pag. 94—100. tav. 14—16.

[2] W. De Haan, Mémoires sur les métamorphoses des Coléoptères. 1er Mémoire. Les Lamellicornes. in: Nouv. Ann. Mus. H. N. Paris Vol. 4. 1835. pag. 153—161. tav. 10—19.

[3] Léon Dufour, Histoire comparative des métamorphoses et de l'anatomie des *Cetonia aurata* et *Dorcus parallelopipedus*. in: Ann. Sc. N. Paris (2) Vol. 18. 1812. pag. 174—178. tav. 4 fig. 8.

nasicornis furono date dal SIRODOT[1]. Egli constatò la mancanza di glandole salivari libere nell' esofago. Divise lo stomaco in due parti: una anteriore, l'altra posteriore, separate fra loro dalla fila media delle glandole tubulari. Studiò la conformazione esterna di queste parti e fece notare le differenze anatomiche ed istiologiche fra il primo ed il secondo segmento dello stomaco.

Al SIMROTH[2] dobbiamo una descrizione assai completa tanto anatomica, quanto istiologica del canale intestinale della larva di *Osmoderma eremita*. L'intestino di questa specie ha una grande somiglianza con quello della *Cetonia* e dell' *Oryctes*. Il mesenteron ha tre file di cechi, una anteriore, una media ed una posteriore. Nel segmento intermedio lungo la linea mediana ventrale ha un solco, analogo a quello della larva di *Oryctes*. Egli dette il nome di sacco alla parte media assai dilatata del proctodaeum.

Le ricerche istiologiche furono poi fatte con metodo comparato dal VAN LIDTH DE JEUDE[3] nell' intestino delle larve di *Oryctes nasicornis*, *Cetonia aurata* e *Melolontha vulgaris*. Egli non variò affatto la nomenclatura già stabilita dal SIMROTH.

Da ultimo il WERTHEIMER[4], in una nota assai succinta, dava un cenno anatomico ed istiologico del tubo digerente dell' *Oryctes nasicornis*, comparando quello della larva con quello dell' insetto perfetto.

Agli autori sopra notati, che sono stati quelli che principalmente hanno contribuito a far conoscere l'anatomia delle larve di questi insetti, ne vanno aggiunti altri che non ne fecero oggetto di studî speciali. Così l'intestino della larva di *Oryctes nasicornis* fu descritto anche dal RÖSEL VON ROSENHOFF, dal CUVIER, GAEDE e BURMEISTER. Nello studio del mesenteron degli insetti, FRENZEL, si occupò anche dell' epitelio delle larve dei Lamellicorni. PLATEAU infine, in questi ultimi anni, contribuì a far conoscere la fisiologia della digestione degli insetti e studiò la reazione del succo digestivo della larva di *Oryctes nasicornis*.

---

[1] S. SIRODOT, Recherches sur les sécrétions chez les insectes. ibid. (4) Vol. 10. 1858. pag. 161—170. tav. 9—20.

[2] H. SIMROTH, Über den Darmcanal der Larve von *Osmoderma eremita* mit seinen Anhängen. in: Zeit. Gesammt. Naturw. Halle 51. Bd. 1878. pag. 493—518. tav. 16—18.

[3] TH. VAN LIDTH DE JEUDE, De spijsverteringsorganen der phytophage Lamellicornienlarven. Utrecht 1882. 52 pgg. 1 tav.

[4] L. WERTHEIMER, Sur la structure du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis*. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 4. 1887. pag. 531—535.

Forma esterna dell' intestino delle larve dei Lamellicorni.

Le mie ricerche, cominciate nel laboratorio di Anatomia Comparata della R. Università di Roma e terminate nella Stazione Zoologica di Napoli, sono state eseguite sull' intestino di larve adulte di *Oryctes nasicornis*, *Phyllognathus silenus*, *Cetonia aurata*, *Anomala* e *Tropinota*. Da quanto risulta dalle notizie precedenti, solo su due delle cinque larve da me studiate erano state fatte delle ricerche; delle altre nessuno si era occupato. Non ostante le numerose figure e descrizioni fatte dell' intestino delle larve già conosciute, ho visto la necessità di ridarne le descrizioni, perchè tutte le precedenti mi sono sembrate imperfette. Sì nelle ricerche anatomiche, che nelle istiologiche ho scelto sempre per tipo l'intestino della larva di *Oryctes*, perchè essa è più facile ad esser trovata ed anche perchè le particolarità che sono appena accennate in altre larve sono in essa meglio sviluppate.

Intestino della larva di *Oryctes*.

La forma esterna dell' intestino rivela subito che esso è costituito da parti differenti destinate a funzioni assai complesse. La prima parte (tav. 1 fig. 1 *a*) stretta e cilindrica, denominata esofago (stomodaeum), si apre nella bocca e dopo un breve decorso va a terminarsi nella faccia anteriore del mesenteron. Verso la sua terminazione forma una leggiera dilatazione a cui gli autori francesi hanno dato un nome speciale: il gozzo (jabot). In essa non vedonsi sboccare glandole salivari di sorta.

Il mesenteron o stomaco (fig. 1 *b*, *c*, *d*) ha la forma di un grosso cilindro di diametro assai notevole e quasi uguale in tutto il suo decorso; esso non è diritto, ma presenta una curvatura, per la quale, mentre il lato dorsale è convesso, il ventrale è concavo. Sebbene il Sirodot lo consideri formato da due divisioni naturali, io credo che esso possa essere più comodamente diviso in tre segmenti[1], ciascuno dei quali è separato dall' altro per una fila trasversa di cechi.

Il primo (fig. 1 *b*), lungo circa la metà del secondo, si distingue dagli altri per avere la parete laterale assai ricca di pieghe trasversali, le quali prendono origine specialmente dai fasci muscolari trasversi. Esso è limitato anteriormente da una parete

[1] Una simile divisione è stata adottata anche dal Simroth per l'intestino di *Osmoderma*.

circolare, nel centro della quale sbocca l'esofago. Nello spigolo d'incontro della parete anteriore colla laterale, stanno molti piccoli cechi, di un colore diverso dagli altri e che sono incurvati verso la parete anteriore. Questi cechi sono disposti in due ordini; quelli dell' ordine posteriore sono di lunghezza maggiore di quelli dell' anteriore e li ricoprono perciò intieramente; anche la forma loro è diversa a seconda dell' ordine a cui appartengono, inoltre quelli di uno stesso ordine variano pure secondo che stanno sulla parte dorsale o ventrale del mesenteron. — I cechi dell' ordine anteriore non hanno una parete liscia, ma tutta mammellonata, quelli della posteriore invece hanno la parte basilare ordinariamente liscia, ma l'estremità superiore è ricurva e terminata da alcuni mammelloni. Nella parte mediana inferiore i cechi non sono disposti su due ordini, ma vi si trovano due o tre tubuli cecali, che per la forma e pel colore differiscono dagli altri e somigliano a quelli della fila media e posteriore. — Sulla superficie dorsale della parete del primo segmento e precisamente verso il terzo posteriore, ai due lati del fascio dorsale trovansi due piccole eminenze mammellonari. Rudimenti di piccoli cechi di forma digitata si trovano anche nella superficie ventrale verso il terzo anteriore, ai due lati del fascio mediano ventrale.

Il secondo segmento (fig. 1 *c*), da me considerato, è compreso tra la fila media di cechi e la posteriore. La sua parete è intieramente liscia. Come avviene per i cechi della prima fila, anche quelli della fila media sono disposti simmetricamente ad un piano mediano. La parete esterna dei cechi della fila media è liscia; con una lente d'ingrandimento tutt' al più si vedono come dei solchi longitudinali, formati dalle fibre muscolari longitudinali dei detti cechi. La loro lunghezza e grossezza è maggiore di quella dei cechi anteriori; sono cilindrici, conici all' apice ed aderenti alla parete del mesenteron ed hanno la punta volta posteriormente. Non sono tutti di uguale lunghezza ed i maggiori sono quelli che stanno sulla faccia ventrale mentre i minori stanno sulla faccia dorsale. Fra il fascio longitudinale dorsale ed il fascio laterale ve ne stanno cinque, presso a poco eguali; sono invece assai diseguali quelli compresi tra il fascio laterale ed il solco ventrale mediano, che sono in numero di sei, cosicchè l'intiera fila ha ventidue cechi. Il più piccolo tra essi è quello vicino al solco ventrale, gli altri sono molto maggiori ed il più grande è il quarto a partire da quello adiacente al solco. Questi cechi non sono inseriti su un piano perpendicolare all' asse

maggiore dell' animale, ma su un piano inclinato anteriormente dalla parte dorsale, posteriormente dalla ventrale. Una inclinazione inversa ha il piano d'inserzione dei cechi della fila posteriore, sicchè la superficie dorsale del secondo segmento è notevolmente maggiore di quella ventrale. Ciò che caratterizza questo secondo segmento, è una particolarità che la sua parete presenta nella faccia mediana ventrale. Per tutta la lunghezza del secondo segmento si nota, nella linea mediana, una serie di ripiegamenti trasversali, tutti eguali tra loro in larghezza. Il fascio longitudinale ventrale non segue la curva dello intestino, ma corre rettilineo e si può considerare come la corda dell' arco da esso formato e si riattacca poscia alla parete del mesenteron sul principio del terzo segmento; esso si connette al disotto dei ripiegamenti, mercè una serie di piccoli fasci muscolari e connettivali. — Anche i cechi della fila posteriore non sono tutti eguali in lunghezza, anzi è in essi che notansi le maggiori differenze tra gli uni e gli altri. I più lunghi si trovano sulla faccia ventrale. Tra il solco mediano ed il fascio laterale sono cinque cechi, la cui lunghezza va decrescendo man mano che da quello vicino al solco si va verso quello prossimo al fascio laterale; la loro lunghezza è quasi uguale a quella dei corrispondenti della fila media, soltanto il loro diametro è alquanto minore. I cechi compresi tra il fascio laterale ed il dorsale vanno poi decrescendo in altezza, sicchè gli ultimi, quelli adiacenti al fascio dorsale, sono così piccoli da essere appena visibili; sono circa nove o dieci, di cui i primi cinque, quelli cioè più vicini al fascio laterale e separati dagli altri mercè un piccolo spazio, sono strettamente uniti fra loro, hanno forma cilindro-conica e sono quasi di uguale altezza; e finalmente gli altri quattro o cinque hanno forma distintamente conica e decrescono molto in altezza fino al fascio dorsale; la superficie d'inserzione di questa fila non è piana ma alquanto curva.

La parete del terzo segmento nè mostra pieghe trasverse come quella del primo, nè è così levigata coma quella del secondo; essa è alquanto rugosa.

Il tenue principia alquanto dilatato a forma d'imbuto e si connette in continuità del mesenteron, ma ben presto si restringe bruscamente, diventa cilindrico e tale si mantiene fino all' inserzione nel sacco. Questo ha approssimativamente la forma di una pera; molto dilatato alla sua parte anteriore va poi lentamente diminuendo di diametro fino alla sua terminazione nel retto; sulla faccia dorsale e sulla ventrale è pianeggiante e specialmente nella prima presenta, ai due lati della linea mediana, alcuni ripiegamenti piuttosto

regolari diretti in senso trasversale. La parte posteriore dorsale è invece tutta liscia. Talvolta nel centro della faccia inferiore notasi un' areola ovale allungata, liscia, che SIMROTH per il primo ha descritto nell' *Osmoderma* col nome di areola cribrosa (siebförmige Platte). Il retto è cilindrico e dapprima mostrasi alquanto ristretto, ma vicino alla sua terminazione invece si dilata ed ha un diametro doppio di quello della parte precedente.

La lunghezza dell' intestino è maggiore di quella del corpo dell'intiero animale, quindi esso si ripiega su sè stesso; decorre diritto fino all' estremità del tenue; il sacco volge la sua estremità posteriore anteriormente, e sta al disotto del tenue, la sua faccia inferiore è volta superiormente, la superiore inferiormente; il retto decorre poi al disotto del sacco, in senso inverso alla direzione di questo e va a sboccare all' ano.

Intestino della larva di *Phyllognathus*.

Il tubo digerente[1] di *Phyllognathus* apparisce affatto simile a quello di *Oryctes*. I cechi della prima fila non si presentano così disuguali per forma e grandezza da quelli delle altre due. Quelli della seconda fila sono disposti analogamente a quelli dell'*Oryctes*, però invece di essere in numero di 22, sono 24, di cui sei sono compresi tra il fascio ventrale ed il laterale e sei tra il laterale ed il dorsale. I cechi della terza fila sono anche in numero diverso da quelli corrispondenti dell' *Oryctes*; infatti sei sono compresi tra il solco ventrale ed il laterale, mentre nell' *Oryctes* sono cinque e circa sette od otto tra il laterale ed il dorsale. Essi, come quelli della seconda fila, presentano la loro parete alquanto mammellonata.

[1] Do qui la media delle misure (in centimetri) dell' intestino e delle sue sue varie parti nelle specie da me descritte. Per le altre si consultino i lavori di RAMDOHR e di DE SERRES:

	I.	II.		Lunghezza				
	N° esemplari per ottenere la media	Lunghezza della larva	Lunghezza dell' intestino	Rapporto fra I e II	dell'esofago	del mesenteron	del tenue	del sacco	del retto
Phyllognathus	16	3.92	8.09	1 : 2.06	0.56	2.84	1.39	2.19	1.20
Anomala	9	3.51	5.53	1 : 1.57	0.34	2.24	0.75	1.71	0.84
Tropinota	9	1.97	3.73	1 : 1.89	0.25	1.44	0.53	0.96	0.55

NB. Sommando le lunghezze delle varie parti del tubo digerente si ottiene un totale superiore a quello della colonna II. Ciò è dovuto al fatto che il tenue non si inserisce proprio all' estremità superiore del sacco, ma alquanto più in basso, ciò che fa poi ottenere la lunghezza dell' intestino, misurata dall' organo intiero, minore di quella che si ha dalla somma delle sue varie parti.

Il tenue, il sacco ed il retto sono assai somiglianti a quelli dell' *Oryctes*. Nella superficie dorsale del sacco le pieghe trasverse, molto regolari, sono in numero di 8 a 9 e vanno gradualmente crescendo in lunghezza e larghezza, dalla parte anteriore alla posteriore.

Intestino della larva di *Cetonia*.

Maggiori differenze dall' intestino dell' *Oryctes* presenta quello di *Cetonia*. L'esofago ha la forma di un tubo corto ristretto anteriormente, alquanto dilatato posteriormente; esso conduce al mesenteron, il quale proporzionatamente ha un diametro minore di quello dell' *Oryctes*. Il mesenteron ha pure tre file di cechi disposte analogamente a quelle di *Oryctes*, ma la fila anteriore non è formata da due ordini di cechi, sibbene da un solo; inoltre non sono differenti per forma da quelli delle altre file, ma uguali. Solamente quelli vicini ai fasci principali presentano alla loro base delle protuberanze o mammelloni da quel solo lato del cecо che sta verso il fascio, ed i mammelloni dei due cechi adiacenti sono così posti che s'ingranano uno coll' altro e sono in numero di due o tre. Il numero di questi cechi non è così grande come nelle due specie già descritte ma invece sono circa in numero eguale a quello delle altre file: ve ne sono quattro tra il fascio ventrale ed il laterale e tre fra il laterale ed il dorsale, sicchè il loro numero totale è di quattordici. Il primo segmento del mesenteron è alquanto più ristretto del seguente e mostra grosse pieghe trasversali. Sulla sua superficie dorsale, ai lati del fascio mediano porta, verso il terzo posteriore, due protuberanze proporzionatamente assai maggiori di quelle omologhe di *Oryctes* e *Phyllognathus*, giacchè piuttosto che essere due piccoli mammelloni somigliano a due piccoli cechi, e sono diretti verso la parte posteriore. Sulla superficie inferiore non vi è traccia di cechi nella linea mediana ventrale, come si riscontra nelle due specie.

I cechi della fila media sono quelli che raggiungono il massimo sviluppo sopra tutti gli altri in questa specie. I maggiori stanno nella superficie ventrale ed il più grosso e lungo fra essi è il secondo dopo quello immediatamente adiacente al solco ventrale; essi hanno una superficie affatto liscia. Vi sono quattro cechi tra il solco ventrale ed il fascio laterale, ed altri quattro sono compresi tra quest' ultimo ed il fascio dorsale; il loro numero totale è di sedici.

I caratteri della parete del secondo segmento sono uguali a quelli dell' *Oryctes*.

I cechi della terza fila sono analoghi per le loro dimensioni a quelli dell' *Oryctes*; essi sono in numero di 18, di cui quattro sono compresi tra il solco ventrale ed il fascio laterale e cinque fra questo ultimo ed il dorsale. Il ceco vicino al solco ventrale è minore del seguente, il quale è il massimo fra tutti quelli di questa fila; in seguito gli altri decrescono a misura che son più vicini al fascio dorsale.

In questa specie il terzo segmento è assai sviluppato dalla parte dorsale, pochissimo invece dalla ventrale, perchè il tenue si avanza assai in questa parte formando un triangolo, la cui punta raggiunge quasi l'inserzione dei cechi della terza fila: quasi al disotto dei due cechi ventrali mediani sboccano i due vasi malpighiani mediani.

Il tenue non presenta, per la forma esterna generale, nulla di diverso da quello di *Oryctes*. Il sacco ha pure una forma simile; abbraccia il retto al quale è unito mercè una specie di briglia mesenteriale, mentre nelle altre specie l'uno è indipendente dall' altro. Il ripiegamento del sacco sopra il tenue e quello del retto sopra il sacco è simile a quello fatto dagli stessi organi nell' *Oryctes*.

Intestino della larva di *Tropinota*.

Differenze ancora più notevoli di quelle della *Cetonia* presenta l'intestino di *Tropinota* da quello di *Oryctes* (tav. 1 fig. 3).

I cechi della fila anteriore si mostrano pochissimo sviluppati; hanno la forma di protuberanze mammellonari o digitate assai basse e poco numerose. Il primo segmento ha numerose pieghe trasversali e sulla superficie dorsale, lungo la linea mediana, anteriormente, mostransi gli accenni di alcuni cechi, i quali hanno l'aspetto di corte pieghe trasversali; essi sono in vario numero, ordinariamente sono tre o quattro, l'uno di seguito all' altro.

I cechi della seconda fila sono in numero di sedici e tutti presso a poco uguali, e solamente quelli vicini al solco ventrale ed al fascio dorsale sono alquanto minori degli altri. La loro forma è cilindro-conica.

Quelli che raggiungono maggiore lunghezza sono i cechi della terza fila, in numero di 18, e fra essi i maggiori sono quelli che stanno sulla faccia ventrale.

Il secondo segmento è alquanto lungo; il primo proporzio-

natamente ad esso è assai maggiore di quello corrispondente di *Cetonia* ed *Oryctes*.

Tutto il proctodaeum ha la stessa disposizione e conformazione che nelle altre specie. Nella faccia ventrale del sacco vedesi chiaramente l'areola cribrosa di forma ovale allungata. Il retto ha quasi dappertutto lo stesso diametro.

Intestino della larva di *Anomala*.

Per la conformazione sua, l'intestino di *Anomala* (tav. 1 fig. 2) si allontana molto da quello delle precedenti specie ed in particolar modo da quello di *Oryctes*. Lo stomodaeum si presenta conforme a quello delle altre specie, il mesenteron invece mostra le maggiori differenze; infatti in esso manca o quasi la fila anteriore di cechi, la media per lo più non esiste e la posteriore è rappresentata da pochi tubi cecali; tutto il mesenteron ha la forma di un cilindro, alquanto dilatato alla sua parte anteriore e posteriore; esso non è curvato come quello delle altre specie ma intieramente diritto.

Lungo lo spigolo d'incontro della parete anteriore colla laterale, si trovano alcuni piccoli mammelloni che variano di numero e grandezza a seconda degli individui; in alcuni sono appena visibili, in altri invece raggiungono maggiori dimensioni, sì che somigliano a veri cechi glandolari, e tra queste forme estreme si notano tutti i gradi di passaggio. Questi rappresentano i cechi della fila anteriore. La parte anteriore del mesenteron si distingue dalla restante per essere un poco dilatata e si mostra come separata dalla seguente per mezzo di una linea alquanto protuberante. In questa linea, in alcuni individui, possonsi vedere anche dei piccoli mammelloni. Questa linea corrisponde a quella della fila media di cechi che trovasi presente e bene sviluppata nelle altre larve. Quindi tutta quella parte di mesenteron, compresa fra essa e la estremità anteriore, corrisponde al primo segmento del mesenteron delle altre specie. Ciò è convalidato dal fatto che in alcuni individui trovansi sviluppati, lungo questa linea, dei piccoli tubercoli, e non solo ciò avviene in questa specie, ma Van Lidth de Jeude che ha studiato l'intestino della *Melolontha*, il cui mesenteron è affatto simile a quello di *Anomala*, ha notato lo stesso fatto in quella specie. Si vedrà inoltre, trattando della conformazione della tunica muscolare di questa specie, come tutti gli individui presentino lungo tale linea una disposizione speciale delle fibre accennante alla formazione di una fila di cechi.

A questo segmento fa seguito il secondo che si presenta un po' rigonfiato nella parte media ed alquanto ristretto alle sue due estremità; la superficie esterna della sua parete, come pure quella del primo segmento, è intieramente liscia: spesso alquanto prima della sua terminazione nella fila posteriore dei cechi ha un restringimento di diametro ed il resto, fino all' inserzione dei cechi della terza fila, si mostra cilindrico.

I cechi della terza fila non sono adiacenti gli uni agli altri: invece tra i ventrali ed i laterali esiste un intervallo abbastanza ampio, ed uno maggiore ve ne ha sulla faccia dorsale in cui non esistono cechi. Assai maggiori dei laterali, o talvolta di poco superiori, i cechi ventrali sono in numero di cinque o sei, di cui gli estremi sono i minori ed i medî i maggiori; i laterali sono due per parte assai ravvicinati fra loro; tutti hanno forma distintamente cilindrica. Non infrequentemente si trovano delle anomalie: così possono mancare i cechi di un lato e, fra i cechi medî, possono aver preso maggiore sviluppo quelli di una parte, piuttosto che quelli di un' altra.

Il segmento posteriore del mesenteron è pochissimo sviluppato, talchè potrebbe credersi che manchi. Però la terza fila di cechi dell' *Anomala* è omologa a quella dell' *Oryctes*: infatti sì nell'una che nell' altra specie i cechi hanno una disposizione bilaterale, ed anche per lo sviluppo di essi troviamo che, in entrambe, i cechi ventrali hanno maggiore sviluppo dei laterali.

Nel proctodaeum troviamo sempre tre parti fra loro distinte e destinate a funzioni fisiologiche diverse. Il tenue è conformato in questa come nelle altre specie, il sacco pure; sebbene sia provvisto di minor numero di pieghe trasversali e sia meglio accennata una simmetria bilaterale, specialmente nella parte anteriore, ove il restringimento mediano è tale, che il sacco porta superiormente come due protuberanze coniche. Il retto ha sempre la forma cilindrica.

Una rapida sintesi della conformazione delle diverse parti dell'intestino di queste larve ci mostrerà quali sono gli organi che poco hanno variato e quali quelli che hanno subito una maggiore trasformazione nelle varie specie.

Lo stomodaeum ha un eguale sviluppo e conformazione in tutte le specie, dovunque è assai corto, più ristretto anteriormente, più dilatato posteriormente.

Il mesenteron è fra tutte, la parte che ha mutato maggior-

mente di forma e che ha dato origine a molteplici organi complicati in vario grado. La forma semplice è quella presentata dall' *Anomala* e *Melolontha*, ove esso conservasi diritto, cilindrico e di uguale aspetto in tutta la sua estensione. Ivi esso offre le prime traccie dei cechi della fila anteriore, manca però di quelli della fila media, mentre quelli della fila posteriore sono bene sviluppati. È dunque lecito supporre che prima siasi sentito il bisogno della presenza dei cechi della fila posteriore, che di quelli di ogni altra. In seguito, come può dedursi dalla presenza costante di rudimenti di cechi nella parte anteriore, può supporsi sviluppata la prima fila. Finalmente, come si trova nelle altre specie, in una parte corrispondente circa al terzo anteriore, un' altra fila di cechi si è originata e questa ha portato la maggiore complicazione che finora siasi riscontrata nel mesenteron dei Lamellicorni. Coll' origine della fila media dei cechi il secondo segmento ha mostrato ulteriori complicazioni; nella sua parte ventrale la parete si è differenziata nella linea mediana, e, favorita internamente da uno sviluppo maggiore di connettivo ai due lati, ha dato luogo ad un solco longitudinale ventrale di cui la massima complessità si trova nell' *Oryctes*. Questo differenziamento della parete nella faccia ventrale si trova in armonia col maggiore sviluppo dei cechi, i quali appunto in questa parte si trovano più evoluti. Questo fatto forse è dovuto alla maggiore protezione che i detti organi hanno in questa regione, ove sono meno soggetti alla compressione determinata dalle contrazioni del corpo. Ciò si scorge facilmente considerando la posizione normale delle larve. Per proteggere maggiormente la funzione del solco, acciocchè col riempirsi del mesenteron non fosse dilatato, il fascio ventrale in corrispondenza di esso non ha seguito la curva del mesenteron ma è rimasto lontano per impedire una totale estensione del secondo segmento.

L'esame dei cechi della fila anteriore nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* ci potrebbe far pensare che, vista la grande diversità di forma e numero tra essi e quelli delle file posteriori, potessero avere una funzione diversa di quella che hanno i cechi delle altre file. Se poniamo però mente alla evoluzione di questi cechi nelle varie larve da noi studiate, si troverà ciò alquanto difficile ad ammettersi e forse tale diversità può avere un' altra spiegazione. Essi nascono, come quelli ad esempio della fila media, da semplici mammelloni od estroflessioni della parete del mesenteron. In *Anomala* e *Melolontha* abbiamo visto che possono presentarsi, come talvolta mostransi gli accenni dei cechi della fila media, e in

Cetonia hanno una forma affatto simile a quelli delle altre file. Non è improbabile che il loro numero notevole ed i mammelloni che si presentano sulla loro superficie, come trovansi in *Oryctes*, abbiano la loro spiegazione solo nel fatto dell' aumento di superficie secernente, ottenuto col moltiplicare il loro numero ed aumentare, nel limite del possibile, la superficie di ciascuno di essi mercè i mammelloni laterali e terminali.

Collo sviluppo del secondo segmento e specialmente colla formazione del solco ventrale mediano, anche il terzo, che prima era rudimentale affatto, ha subito un notevole accrescimento, sì che di poco esso è minore del primo nelle specie con solco ventrale, mentre manca quasi totalmente nelle specie che sono prive di solco ventrale e di fila media di cechi.

Assai simile in tutte le specie, sì per la diversità delle varie parti, sì per il loro reciproco sviluppo, è il proctodaeum.

La diversa complicazione dell' intestino, che va di pari passo con quella di altri organi anche assai importanti, può avere la sua spiegazione nella varia antichità delle diverse specie del gruppo dei Lamellicorni fitofagi. Sembra provato infatti dalle ricerche paleontologiche, come il gruppo delle *Melolontha*, anzi un genere assai affine a quello attuale di *Melolontha*, sia vissuto all' epoca del Lias inglese, mentre generi affini all' *Oryctes*, *Cetonia* ecc. si trovano poi nei terreni superiori. La semplicità maggiore dell' organizzazione delle *Melolontha* e delle *Anomala* è forse dovuta al fatto che esse sono di origine più antica degli altri gruppi di Lamellicorni fitofagi, come i Dinastidi, gli Antobi ed i Melitofili.

Istiologia e fisiologia delle singole parti.

Stomodaeum [1].

Parte anteriore. Nello stomodaeum od esofago si possono agevolmente distinguere tre parti differenti per la forma e la struttura. La prima parte, anteriore, sembra alquanto dilatata rispetto alla media, ed è rivestita da forti muscoli longitudinali e trasversali. L'epitelio è costituito da grosse cellule e lo strato chitinoso è di uno spessore medio, cioè circa uguale od un po' superiore a quello delle cellule matrici. Lo strato epiteliale e con esso quello di chitina formano otto pieghe uguali che si dirigono verso il lume del

[1] Per la tecnica microscopica vedere quanto è detto in proposito pel proctodaeum.

canale esofageo, giungendo quasi a toccarsi nel centro (tav. 1 fig. 4). Solamente per una piccola parte di questo tratto, cioè nella parte anteriore, il margine della chitina si presenta fornito di piccole spine, le quali però non si trovano dappertutto, ma solo nella parte apicale dei ripiegamenti e per un certo tratto del loro margine laterale. Tali spine hanno la funzione di triturare maggiormente l'alimento, non appena che dalla bocca passa all' esofago. Non ho riscontrato una costituzione siffatta nell' *Anomala*, ove l'esofago sembra principiare assai ristretto e lo strato chitinoso, di un piccolo spessore, si trova affatto privo di quelle spine, che agevolmente si riscontrano nel tratto anteriore dell' esofago di *Tropinota*, *Oryctes* e *Phyllognathus*; può darsi però che a causa dell' esiguità di questo tratto, che appena raggiunge la lunghezza di un millimetro, esso possa essermi sfuggito nella preparazione del tubo digerente di questa larva.

Parte media. Essa si riconosce, perchè ha un diametro trasverso minore dell' anteriore e del posteriore. Nella *Tropinota* le pieghe longitudinali, dapprima assai sporgenti, si attenuano moltissimo in questo tratto, tanto da lasciare fra l'una e l'altra un grande spazio: la chitina ha un piccolo spessore e presenta il margine assai sfrangiato; le cellule matrici diventano molto piccole. Le tuniche muscolari hanno una potenza assai minore che nel primo tratto. Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* si ha pure una certa diminuzione nel diametro trasverso, ma si nota inoltre che le pieghe longitudinali, che dapprima erano in numero di otto, poi, per l'attenuazione di due di esse, diventano sei, tutte della stessa altezza. Anche in queste specie lo strato chitinoso diviene di minore spessore che nel primo tratto ed il suo margine esterno è assai sfrangiato. Però, contrariamente a quanto avviene nella *Tropinota*, gli strati muscolari invece di essere più attenuati che nel primo tratto, sono più forti. Nell' *Anomala* (tav. 1 fig. 10) finalmente si nota soprattutto una diminuzione in altezza di quattro delle pieghe, le quali per posizione sono alternate colle altre quattro. Anche in questa specie il contorno della chitina si presenta assai sfrangiato e di piccolo spessore.

Parte posteriore. Un carattere costante dell' ultimo tratto dell' esofago, cioè della sua parte posteriore, è la sua larghezza, che è maggiore tanto di quella della porzione media, quanto di quella della parte anteriore. Le pieghe longitudinali, tanto nell' *Anomala*, quanto nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, prendono una disposizione caratteristica per formare la valvola cardiaca, cioè si presen-

tano in numero di otto, di cui quattro assai lunghe e quattro alternate assai brevi. Nell' *Anomala* questa disposizione già si vede accennata nella parte media, nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* invece, in cui nella parte media due pieghe scompaiono, nella parte posteriore si nota dapprima la ricomparsa di esse e poi quattro alternate diminuiscono in altezza, mentre le altre quattro aumentano, sicchè alla fine si ha la stessa disposizione sì nell' una che nelle altre specie. La chitina aumenta di spessore e può essere una volta e mezzo o due volte più alta dell' epitelio sottostante, il suo margine non si presenta sfrangiato, ma regolare e senza sinuosità, lo strato epiteliale mostra cellule più grosse, più cilindriche del tratto precedente, le tuniche muscolari diminuiscono moltissimo di spessore. Nella *Tropinota* non si ha una disposizione delle pieghe così regolare come negli altri generi, ma invece il numero di esse è di sei, tutte della stessa altezza e tra esse irregolarmente sono disposte delle pieghe minori. Anche in questo genere si nota l'ispessimento dello strato chitinoso, il regolare e non sfrangiato suo margine, l'aumento di volume delle cellule dell' epitelio sottostante e finalmente la diminuzione notevolissima di spessore della tunica muscolare. Ad eccezione quindi del numero e della disposizione delle pieghe, anche questo genere presenta le stesse particolarità nell' ultimo tratto dell' esofago che si trovano nell' *Anomala*, nell' *Oryctes* e nel *Phyllognathus*. L'ultimo segmento poi di questa parte, nelle tre specie or nominate, non mostra più che quattro grosse pieghe (tav. 1 fig. 11). In tutte e tre queste parti esternamente alla tunica muscolare si trova un debolissimo strato connettivale.

Dimorfismo delle cellule epiteliali nella parte posteriore dell' esofago. Quando si osserva una preparazione in toto dell' epitelio dell' esofago di *Oryctes* o *Phyllognathus*, si nota che esso non è dappertutto di struttura uniforme. In alcuni punti infatti (tav. 1 fig. 5) le cellule sono strettamente unite fra loro ed il corpo di esse è piccolo rispetto al volume del nucleo. In altri punti (tav. 1 fig. 7) invece, il corpo cellulare acquista maggiori dimensioni, tanto da raggiungere un volume cinque o sei volte maggiore di quelle a corpo minore, mentre poi il nucleo rimane relativamente piccolo. Notasi altresì che là ove sono le cellule di maggiore dimensione, esse non appaiono strettamente unite le une alle altre, come avviene in generale nei comuni epitelî, ma sono alquanto distaccate e talvolta tra le une e le altre notansi nuclei stretti, deformati, adattati allo spazio lasciato libero nell' intervallo

tra l'una e l'altra cellula e tali nuclei sono disposti in guisa da delimitare degli spazî in cui sono comprese due o tre delle cellule di maggior dimensione. Il protoplasma di queste due forme di cellule si comporta anche in modo diverso colle materie coloranti: quello delle cellule a corpo piccolo ritiene con facilità i colori, mentre quello delle cellule maggiori si colora poco o punto.

Dallo studio di preparati di esofago fatti col metodo della distensione, mi sono potuto convincere che quella parte di epitelio che si presenta con cellule ingrossate, deriva dall' epitelio con cellule più piccole che trovasi nella maggior parte dell' esofago. Infatti (tav. 1 fig. 6) si riscontrano dei punti in cui si vede come in mezzo alle cellule di piccola dimensione, se ne differenziano talune che cominciano ad ingrandire molto più che le altre; a poco a poco molte cellule più o meno vicine si ingrossano allo stesso modo e sembra alle spese di quelle che sono loro adiacenti, perchè queste gradualmente riduconsi nel loro volume, i loro nuclei si deformano, in ispecie in quelle che si trovano in mezzo a due vicine che ingrandiscono. E così possonsi notare tutti i gradi di passaggio tra l'una e l'altra varietà di epitelio. Io credo che la ragione di tale mutamento di forma e dimensione sia da ricercare nella funzione da esse acquisita di secernere il succo salivare.

Glandole salivari. Non ho riscontrato alcuna traccia di glandole salivari libere, come già aveva dimostrato fino dal 1858 il Sirodot nell' *Oryctes*. Questo autore però accenna alla presenza di cellule secernenti la saliva fra quelle della matrice dell' esofago, fondandosi sul fatto della constatazione di due canali deferenti estremamente fini, dei quali egli stesso dubitava, giacchè supponeva che potevano anche essere stati prodotti dagli aghi nella preparazione, e sulla presenza di un liquido vischioso fra quelle cellule, analogo a quello da lui trovato nell' esofago. Gli autori che son venuti dopo di lui non hanno preso in considerazione quel fatto, nè menomamente accennato alla presenza di glandole salivari.

Nell' *Oryctes* ho riscontrato nelle sezioni trasverse dell' esofago dei canali estremamente fini nella chitina, a decorso tortuoso e che andavano dalle cellule matrici alla superficie. Inoltre ho potuto riscontrare che la chitina della parte posteriore dell' esofago non è perfettamente omogenea, ma piena di vacuità irregolari molto vaste e che si mostra alquanto porosa perchè penetrata dai colori.

Ma un fatto ancora più notevole mi ha condotto a pensare che realmente le cellule dell' epitelio dell' esofago e specialmente quelle

della sua parte posteriore siano veramente secretrici. Il loro aspetto era di cellule glandolari e moltissime mostravano la parte superiore ripiena di un liquido omogeneo, che si colorava intensamente col carminio, convertendo il colore rosso porpora di questo in rosso violetto o violetto. È dunque un liquido forse alcalino quello che tali cellule secernono e tale liquido si trova anche nell' interno dell'esofago, specialmente aderente alla parete della chitina. Se si pensa che nell' *Oryctes* adulto, come ha dimostrato il Sirodot, è appunto nella parte posteriore dell' esofago che si sviluppano quelle glandole salivari unicellulari, così differenziate dalle altre cellule della matrice, si è forse condotti qui a pensare ad uno stadio più semplice nella larva, in cui le cellule secernenti sono pochissimo differenti dalle altre.

Nell' *Anomala* altresì ho potuto vedere, nello strato di chitina della parte posteriore dell' esofago, verso il limite esterno, moltissimi punti più trasparenti, che possono con probabilità attribuirsi agli orifizi dei canali delle cellule secernenti. Esaminando ancor più attentamente, ho potuto scorgere nello spessore della chitina un gran numero di canalini, a decorso più o meno tortuoso, taluni dei quali ancora ripieni del liquido salivare, che si colora alquanto intensamente col carminio, e che quindi avevano l'apparenza di filamenti di color rosso. Esiste perciò realmente nelle larve dei Lamellicorni fitofagi una secrezione salivare eseguita dalle cellule dell' esofago, analoga a quella degli insetti perfetti, salvo che le cellule secernenti qui non si differenziano dalle altre che per la grossezza.

Valvola cardiaca. L'esofago non termina esattamente a livello dello stomaco ma vi entra un pò dentro e quindi il suo lembo ripiegandosi indietro va ad anastomizzarsi colle pareti dello stomaco. Il margine libero dell' esofago nell' interno dello stomaco non è però uniforme, ma presenta delle sporgenze le quali sono in numero determinato, di forma regolare ed esattamente disposte. Queste sporgenze o lobi sono formate dalle pieghe maggiori che si riscontrano nell' ultima parte dell' esofago e nel loro insieme formano una valvola tra l'esofago e lo stomaco la quale impedisce che per i movimenti antistaltici e peristaltici di questo, l'alimento che vi si trova torni nell' esofago. A questa valvola fu dato il nome di valvola cardiaca.

Le tuniche muscolari dell' esofago non si continuano con quelle dello stomaco; esse terminano liberamente all' estremità dell' esofago, fino alla ripiegatura che esso fa per andarsi ad anastomizzare col

mesenteron (tav. 1 fig. 9). E quello che avviene per i muscoli, succede ancora per l'epitelio e per lo strato chitinoso. Non vi ha quindi continuità istiologica fra gli elementi dello stomodaeum e quelli del mesenteron, ma semplicemente contiguità. Questo fatto. che si può chiaramente vedere facendo delle sezioni longitudinali che comprendano e l'esofago e lo stomaco, si può anche dedurre dalla grande facilità con cui l'esofago si stacca dallo stomaco, quando non si prendano molte precauzioni nella preparazione del tubo digerente di queste larve.

Merita speciale attenzione la costituzione istiologica di quella parte dell' esofago ripiegata, che dal margine della valvola va ad anastomizzarsi colle pareti del mesenteron e serve per un breve tratto di parete anteriore alla cavità di questo. Lo strato di chitina ha un piccolissimo spessore, circa un terzo dell' altezza delle cellule matrici. Le cellule dell' epitelio sottostante sono assai alte, grandi, cilindriche e diverse assai da quelle del resto dello stomodaeum. Infine l'ultima parte che si termina nel mesenteron si presenta sotto forma di un rialzo semicilindrico ispessito, che in sezione si mostra formato da un semicerchio composto di cellule partenti da un ripiegamento della mucosa sottoepiteliale (tav. 1 fig. 9). Le cellule di questo margine caratteristico sono più alte, più strette di tutte le altre dello stomodaeum e sono rivestite anch' esse da un piccolo strato di chitina.

Cognizioni antecedenti. Degli autori che hanno studiato la costituzione dell' intestino delle larve di Lamellicorni, il Sirodot è stato quello che ha dato una descrizione più precisa dell' esofago della larva di *Oryctes*. Egli descrive come liscia la superficie della chitina in tutto il decorso esofageo; non sembra quindi che ne abbia studiata la parte anteriore, che è ricoperta da spine. Fa rilevare in seguito come l'epitelio sottocuticolare sia composto da cellule più grosse nella parte posteriore che nella anteriore. In quanto agli altri tessuti egli si esprime così: »L'enveloppe musculaire n'est séparée du tissu cellulaire que par une très-faible épaisseur du tissu conjonctif, qui sert en même temps de moyen d'union entre les éléments de la couche profonde, formée des fibres transversales«, e più innanzi: »Les fibres longitudinales sont réunies en faisceaux séparés, récouvertes par l'enveloppe externe«. Simroth per l'*Osmoderma* dà una breve descrizione dell' esofago, notando che per l'ordinamento delle fibre muscolari non presenta alcun interesse. La parete si fa più grossa nella metà posteriore di quello che nell' anteriore. Per la

valvola cardiaca nota come essa sia formata da quattro lobi, i quali verso la loro estremità hanno la cuticola chitinosa ricoperta da spine rivolte all' indietro (fatto, che non si verifica per nessun' altra delle specie fino ad ora studiate), che funzionano in modo da impedire al cibo di tornare verso la bocca. Lidth de Jeude asserisce che il tubo esofageo è simile in tutte le specie delle larve dei Lamellicorni da lui studiate e prende per tipo quello della larva di *Oryctes*. Egli nota come in questa specie lo strato di fibre circolari sia molto più potente di quello delle longitudinali, e che lo strato di epitelio è diviso dai muscoli mercè uno strato di connettivo. Wertheimer afferma che l'esofago della larva di *Oryctes* »se compose d'une couche externe de muscles circulaires relativement épaisse, d'une couche musculaire longitudinale plus mince« contraddicendo così a quanto il Sirodot e tutti gli altri hanno constatato. Parlando dei rapporti dello stomodaeum col mesenteron, questo autore dice che »l'intima pénétrant de quelques millimètres dans l'intestin moyen et se refléchissant ensuite, pour venir se continuer directement avec l'épithélium de l'intestin moyen auquel elle passe par des gradations insensibles«. Abbiamo visto invece, parlando della valvola cardiaca, che vi è un distacco netto fra le varie tuniche dell' esofago e quelle del mesenteron, ed il passaggio graduale non potrebbe avvenire, perchè le cellule dello stomodaeum secernono chitina e quelle del mesenteron no. Lo esperimento colla potassa dà poi la conferma a quanto si può osservare colle sezioni longitudinali della valvola cardiaca. La potassa lascia infatti intatta la chitina dello stomodaeum e fa vedere che vi è un limite netto alla sua terminazione col mesenteron.

Mesenteron.

Tecnica microscopica. I metodi di preparazione usati pel mesenteron sono stati tanto quelli a fresco dei singoli tessuti che lo compongono, quanto le preparazioni permanenti in toto e le sezioni in serie fatte con diversi metodi. Si dell' uno che dell'altro i singoli procedimenti speciali usati si troveranno nelle descrizioni dei diversi tessuti. In generale però per l'osservazione a fresco mi sono servito sì della preparazione sul portaoggetti del tessuto allora allora tolto dall' animale vivente, senza aggiunta di alcun reattivo, altra volta includendolo nell' acqua, nel plasma dell' animale, od anche in acido acetico in soluzione all' 1 %. I preparati col metodo delle sezioni sono stati in generale colorati con carminio boracico

prima e poi con acido picrico, fissati ed induriti preventivamente col sublimato e coll' alcool a varia concentrazione. Il mesenteron si trova costantemente ripieno di materie alimentari, le quali certamente nuocerebbero si alla conservazione dell' epitelio che è assai delicato, che all' osservazione delle sezioni. È necessario perciò togliere il contenuto con molta precauzione, acciocchè l'epitelio non si stacchi o non venga sciupato. Ho usato con vantaggio due metodi, per togliere il contenuto. Il primo consiste nel tagliare convenientemente il mesenteron ancora fresco; allora, per la tensione delle pareti muscolari stesse di quest' organo, il contenuto esce intieramente senza che si eserciti alcuna pressione od altrimenti si tocchi. In questo modo la parete viene però fissata alquanto raggrinzata e l'organo non ha più la forma cilindrica normale. È perciò da preferire il secondo metodo, il quale consiste nel fissare dapprima il mesenteron intiero con sublimato, porlo poscia per due o tre minuti in acqua e quindi in alcool a 90°. Dopo che è stato in questo liquido per alcune ore, si apre lateralmente la parete e con due aghi, allontanando alquanto i due lembi, si fa uscire il contenuto, il quale si stacca dall' epitelio con gran facilità e si ha così il vantaggio di avere il mesenteron preparato intatto, senza avere alterato alcun rapporto, come avviene quando si fa uscire il contenuto dall' organo ancor fresco. Fatto ciò si cambia l'alcool, vi si mette altro alcool a 90° con iodo, per togliere l'eccesso di sublimato ed in seguito si colorisce e si taglia coi metodi comuni.

Forma interna. Gli stessi caratteri che la parete del mesenteron presenta esternamente, si ritrovano nella sua parte interna. Il primo segmento si rivela molto rugoso specialmente nella faccia ventrale. Lungo le linee di sbocco dei cechi si vedono tanti fori, ciascuno dei quali corrisponde allo sbocco di un ceco. Nella fila media, accanto allo sbocco di ciascun ceco nella linea superiore ed inferiore, si notano delle piccole depressioni mammellonari che simulano lo sbocco di altri cechi. Lo sbocco dei cechi della fila posteriore è poi nascosto dalla parete del secondo segmento, che si ripiega al disopra di essa e così impedisce che, a prima vista, si possa trovare la linea dei fori dei cechi della fila posteriore. Nello sbocco dei cechi, come pure nella parete del primo segmento, specialmente negli interstizi delle rugosità ed anche nel solco ventrale mediano del secondo segmento, si vede un succo di color nerastro, che forse è segregato in quelle parti in maggior quantità che nell'altre. Questo carattere glandolare che è molto sviluppato in *Ory-*

ctes e *Phyllognathus* e che si vede bene accennato in *Cetonia* e *Tropinota*, esiste in modo meno evidente in *Anomala*, dove la parete del mesenteron non mostra quelle diversità tra il primo ed il secondo segmento, nè per le rugosità della parete, nè per le depressioni mammellonari. Non sempre però si trova nelle larve il mesenteron in una fase di attività; qualche volta ho rinvenuto il mesenteron durante la muta della larva, ed allora appariva affatto privo di materie alimentari ed era invece ripieno di una sostanza gelatinosa, biancastra, più o meno liquida e dalle sue pareti non veniva segregato il succo gastrico. In questo stadio il volume dei cechi era anche assai ridotto. Ho trovato altresì una evidente riduzione di questo organo e specialmente dei cechi e dell' epitelio, tenendo la larva a digiuno per trenta o quaranta giorni. E si può considerare che fosse tenuta a digiuno, quando per isfamarsi non aveva altro che della terra, colla quale riempiva tutto il canale alimentare. In questo caso la larva, che aveva preso la stessa abitudine dei lombrici, mostrava i cechi moltissimo ridotti e l'epitelio colle cellule assai basse.

Nei generi *Oryctes*, *Phyllognathus*, *Cetonia* e *Tropinota* il mesenteron presenta lungo la linea ventrale mediana una disposizione anatomica caratteristica, molto importante a studiare, tanto dal punto di vista morfologico, quanto dal fisiologico. Verso l'estremo posteriore del primo segmento, lungo la linea ventrale, si trova un rialzo quasi triangolare, formato da tessuto connettivo, colla base posta sul limite del secondo segmento e coll' apice volto anteriormente. Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* ha origine da due piccoli cechi o mammelloni, nello spazio intermedio dei quali sorge il rialzo. Posteriormente a questo punto il rialzo, dapprima di piccole dimensioni, si fa sempre maggiore e raggiunge il massimo sviluppo lungo la linea di sbocco della fila media di cechi, scomparendo bruscamente al suo livello. Una disposizione quasi simile si trova pure nel primo segmento di *Cetonia* e *Tropinota*. Nel secondo segmento la disposizione differisce di più nei varî generi. Per tutta la lunghezza della parte mediana ventrale si trovano due rialzi paralleli, vicini tra loro, che colle loro estremità libere vanno a terminarsi nel limite del terzo segmento. Questi rialzi vanno man mano crescendo di grossezza dalla parte anteriore alla posteriore. Tra questi due rialzi trovasi un solco longitudinale mediano, il cui aspetto è assai differente secondo che si considera nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* ovvero nella *Cetonia* e *Tropinota*.

Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* questo solco longitudinale mediano

non ha una profondità uniforme, ma, dalla sua origine alla sua terminazione, presenta una serie di infossamenti trasversali, paralleli, regolari, di uguale larghezza dappertutto. Si troverà la spiegazione di tal fatto nella disposizione dei fasci muscolari lungo quella linea. Si vedrà infatti che questi sono disposti a grossi fasci lontani l'uno dall' altro e lascianti fra loro intervalli regolari senza alcuna fibra muscolare. In questo modo l'epitelio ora poggia sui fasci muscolari, ora su semplice connettivo (intervalli), e mentre dove si trovano i fasci muscolari è rialzato, là dove poggia su semplice connettivo si trova in un livello più basso. Da questa disposizione si ha come una specie di fila longitudinale di cechi lungo la linea ventrale mediana del secondo segmento. Nella *Cetonia* e *Tropinota* il solco serba una maggiore semplicità, giacchè la tunica muscolare non presenta quella disposizione a fasci lascianti intervalli liberi, ma è dovunque uniforme e così la base del solco si presenta tutta piana.

Nel segmento posteriore invece trovansi costantemente due rialzi, i quali alla loro origine, cioè nel limite tra il proctodaeum ed il mesenteron, sono paralleli e così mantengonsi fino a circa il terzo anteriore di quest' ultimo segmento, in seguito divergono alquanto per ricevere nello spazio intermedio un rialzo unico, che parte dall' estremo anteriore di questo segmento. Questo rialzo, allargato alla base, si termina a punta, laddove i due rialzi divengono paralleli.

Tuniche del mesenteron. Abbiamo visto, parlando dello stomodaeum, che esso trovasi costituito dai seguenti strati: 1° Connettivo esterno, 2° Muscoli, esternamente longitudinali, internamente trasversali, 3° Connettivo interno, 4° Epitelio con cuticola chitinosa. Il mesenteron presenta pure un' analoga disposizione dei varî strati ed in esso vi troveremo, andando dall' esterno verso l'interno: 1° Connettivo esterno, 2° Muscoli esternamente longitudinali, internamente trasversali, 3° Connettivo interno, 4° Epitelio senza cuticola chitinosa. La disposizione degli strati è quindi analoga, solamente si hanno delle differenze, per quanto riguarda la struttura dei singoli tessuti che li compongono. Ciò che vale nel paragone tra il mesenteron e lo stomodaeum, vedremo che sarà anche applicabile nel confronto tra il mesenteron ed il proctodaeum.

Lo strato esterno connettivale, come l'interno del mesenteron presentano una struttura ed uno sviluppo assai differenti da quelli dello stomodaeum e del proctodaeum. Mentre nel mesenteron entrambi questi strati sono formati da due membrane omogenee, assai rifrangenti la luce e l'interna assai più che l'esterna, nello stomo-

daeum hanno una struttura fibrillare e non membranacea. Mentre nel mesenteron sono ben visibili e formano uno strato continuo per tutta la sua estensione, nello stomodaeum sono poco distinti ed invece di formare degli strati continui sono interrotti, si che spesso nelle sezioni non si vedono chiaramente dappertutto.

Tunica muscolare del mesenteron.

Metodi di preparazione. La disposizione dei fasci muscolari del mesenteron presenta tali caratteristiche da meritare uno studio accurato, considerando specialmente che è stata affatto trascurata dagli autori che hanno studiato l'intestino di queste larve.

Non era certamente possibile di farsi un' idea esatta della disposizione di questi fasci muscolari col solo studio delle sezioni in serie, e mi è stato indispensabile di ricorrere al metodo della preparazione in toto del mesenteron, anzi della isolazione della sola tunica muscolare. Per far ciò aprivo lateralmente un mesenteron fresco, lo distendevo sul portaoggetti in modo da avere nella parte libera la faccia interna del mesenteron, e, con un piccolo pennellino bagnato con acqua, toglievo delicatamente tutto l'epitelio soprastante allo strato muscolare. Quando tutto l'epitelio era stato tolto, ponevo al disopra dello strato muscolare un altro portaoggetti, e quindi fissavo, indurivo e coloravo la tunica così distesa coi metodi ordinari.

Un altro metodo più rapido ed anche più preciso del precedente, consiste nel prendere una larva vivente e di immergerla in una soluzione all' 1% di acido cromico, alla temperatura di 40°—50° C. Dopo circa quattro o cinque minuti si toglie di lì e si pone per altrettanto tempo in acqua distillata alla temperatura ordinaria. Prima però di metterla in acqua sarà bene di tagliare i tegumenti ed isolare l'intestino. Dall' acqua si passa poi direttamente in alcool a 70%. Dopo alquanti minuti che l'intestino è in alcool, si taglia longitudinalmente il mesenteron e gli si toglie il contenuto. Con questa operazione l'epitelio si sfalda con grande facilità e la tunica muscolare rimarrà ben presto isolata. Se si vuol far presto, si aiuterà l'operazione con un pennellino ed in pochi minuti la tunica muscolare rimarrà ben tesa ed affatto pulita. Con questo metodo si levita l'inconveniente di possibili alterazioni che il tessuto potrebbe subire, a causa del lungo contatto coll' acqua, e si ha invece il vantaggio di avere fissate le fibre muscolari nel loro stato naturale.

Disposizione delle fibre muscolari nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*. — Segmento anteriore. Ciò che colpisce a prima

vista l'osservatore, quando studia le tuniche muscolari preparate col metodo della distensione, è la regolarità della disposizione delle singole fibre e la loro esiguità rispetto a quelle del proctodaeum e dello stomodaeum. Le fibre sono perfettamente parallele fra loro, specialmente nel secondo segmento e le longitudinali sono perpendicolari alle trasversali; le prime stanno esternamente, le seconde formano lo strato interno.

Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* il segmento anteriore del mesenteron presenta le fibre trasverse assai ravvicinate e di un diametro uniforme in tutto il loro decorso. La disposizione loro non è così regolare come nel segmento medio, ma conservano un parallelismo assai notevole; per la massima parte sono semplici; alcune invece mandano piccole ramificazioni alle fibre vicine. Una minore regolarità di disposizione si trova nelle fibre longitudinali, le quali disposte a grande distanza le une dalle altre, si presentano all' incirca di un diametro quasi uguale, o di poco superiore a quello delle trasverse, ma non sono poste, in generale, nè a distanze regolari, nè poi sono perfettamente parallele.

Oltre a queste fibre longitudinali, vanno segnalati quattro grossi fasci, anch' essi longitudinali, i quali decorrono esternamente e sono ben visibili anche ad occhio nudo. Uno di essi occupa la linea mediana dorsale, l'altro la ventrale, e gli altri due stanno lateralmente nella parte media delle faccie laterali. I primi due sono alquanto maggiori dei laterali ed inoltre, mentre questi ultimi sono unici, i primi due sono composti ciascuno di due fasci di eguale grossezza. Ai due lati del fascio mediano dorsale la tunica muscolare forma, verso il terzo posteriore del primo segmento, due piccoli tubercoletti prominenti all' esterno, dovuti ad un maggiore allontanamento delle fibre trasverse e longitudinali. I due fasci laterali sono attaccati alla tunica muscolare mercè due grossi fasci, la cui lunghezza è circa un terzo dell' altezza del primo segmento.

In vicinanza della terminazione del primo segmento del mesenteron nel secondo, cioè verso la fila media dei cechi, le diverse fibre longitudinali si riuniscono a gruppi di 12 a 18 circa, per passare così riunite negli intervalli lasciati fra i diversi cechi che costituiscono la fila media del mesenteron.

Segmento medio. La regolarità nella disposizione delle fibre muscolari, tanto trasverse, che longitudinali, è caratteristica per il segmento medio del mesenteron. Anche in questo, come nel precedente, le fibre trasverse sono assai più numerose e ravvicinate fra

loro delle longitudinali, ma la distanza che intercede tra le fibre trasverse è assai maggiore di quella che vi è nel primo segmento: là infatti le fibre si può dire che sono adiacenti, qui invece tra l'una e l'altra vi è uno spazio di larghezza uguale ed anche maggiore del diametro della fibra stessa.

Lungo tutto il loro decorso le fibre trasverse non si conservano dello stesso diametro, ma variano di grossezza a seconda della posizione che occupano. Nella parte compresa tra il fascio laterale ed il solco ventrale mediano, sono tutte di piccolo diametro ed uguali fra loro (tav. 1 fig. 13). Invece sulla parete dorsale, compresa tra i due fasci laterali, sono di grossezza alternata (fig. 14), le une molto fine, le altre di un diametro triplo o quadruplo delle prime ed inoltre il diametro delle maggiori aumenta sempre dal fascio laterale al dorsale, in corrispondenza del quale raggiungono il maximum della loro grossezza. Lungo la parete laterale inferiore le fibre si conservano semplici, invece nella parete latero-dorsale e dorsale si ramificano mandando brevi rami anastomotici e si riuniscono o le grosse, fra loro o le grosse colle fine, ed i rami hanno grossezza variabile, alcuni sono grossi come le fibre originanti, altri sono più fini.

Questo ordinamento tipico non è però conservato in tutta l'estensione del segmento medio del mesenteron. Verso la parte anteriore infatti le fibre sono molto ravvicinate e conservano la stessa disposizione che abbiamo veduto esistere nel primo segmento, e le fibre sulla faccia dorsale non sono ingrossate come quelle del restante del secondo segmento. Alla estremità posteriore si trova pure una altra variabilità, cioè le fibre della parete laterale inferiore non sono tutte della stessa grossezza, ma si mostrano come quelle della parte dorsale tipica del segmento, vale a dire fibre grosse alternate con sottili; infine anche in questa estremità si nota ciò che esiste nell' altra, cioè che nel limite col terzo segmento sono tutte assai ravvicinate.

Le fibre longitudinali si mantengono, come le trasversali, con una grande regolarità nel secondo segmento del mesenteron. Sono piuttosto numerose, parallele fra loro e perpendicolari alle fibre trasverse; non tutte provengono dal primo segmento, alcune invece hanno origine dai fasci longitudinali principali, ed altre infine, specialmente verso la faccia inferiore, provengono dal terzo segmento.

Quelle che provengono dal primo segmento, che, come si è visto, sono riunite a fascetto, per passare negli intervalli lasciati fra i cechi della fila media, entrate nel segmento medio, di nuovo si

sparpagliano e si dispongono secondo linee rette e parallele fra loro. Al contrario di ciò che avviene per le fibre trasversali, mantengonsi di ugual diametro in tutto il loro decorso e sono uguali fra loro tanto nella parte dorsale, che nella ventrale o nelle laterali, fatta eccezione però di quelle che vanno a formare il solco mediano ventrale, delle quali sarà trattato in seguito.

I fasci longitudinali principali, tranne il ventrale, sono assai più sottili in questo secondo segmento del mesenteron che negli altri due. Alla loro entrata dal primo segmento essi dànno molte fibre longitudinali, mentre che verso la parte posteriore, al limite nel terzo segmento, ingrossano di nuovo per la confluenza di molte fibre longitudinali della tunica del secondo segmento. Questi grossi fasci principali non sono liberi in tutto il loro decorso, ma invece aderiscono alla tunica muscolare mercè una speciale disposizione. Infatti ad intervalli regolari, circa ogni tto o dieci fibre trasverse, partono corte e grosse fibre, le quali uniscono il fascio e si attaccano alle fibre della tunica muscolare. Queste fibre di attacco hanno l'estremo, che si inserisce al fascio, assai netto e compatto, e l'altro, che le attacca alla tunica, tutto suddiviso in piccole fibre. Questa ultima connessione è assai più forte che non l'altra, giacchè se si tenta di staccare il fascio longitudinale, le fibre di connessione rimangono attaccate alla tunica muscolare e non al fascio. Esse sono ricoperte da un sarcolemma il quale le ricopre fino al punto in cui si dividono nelle singole fibrille.

Solco ventrale mediano. La maggiore complicazione nella disposizione delle fibre muscolari si trova però nel solco ventrale mediano, localizzato nel segmento medio del mesenteron. Per formare questo organo caratteristico vi concorrono le fibre trasverse, le longitudinali ed il fascio longitudinale ventrale (tav. 1 fig. 12).

Nella sua massima parte il solco ventrale mediano è costituito nel modo seguente: La parte centrale è provvista di forti muscoli trasversi, i quali non sono distribuiti lungo tutta l'estensione del solco, ma riuniti a fasci di otto a dodici grosse fibre, lasciando tra un fascio e l'altro un intervallo privo di muscoli, di ampiezza uguale, o poco superiore, a quella del fascio stesso. La grossezza delle singole fibre componenti il fascio è molto notevole, circa due o tre volte superiore a quella delle fibre trasverse della tunica, in vicinanza immediata del solco ventrale.

Ai due lati di questi fasci, i quali hanno la larghezza del solco, stanno due fasci longitudinali, composti di moltissime fibre di pic-

colo diametro, che decorrono per tutta la lunghezza dell' intiero solco e limitano i fasci trasversi.

I fasci trasversi del solco non sono affatto in relazione diretta colle fibre trasverse della tunica muscolare, invece sono originati dalle fibre longitudinali. Infatti le fibre longitudinali più vicine al solco ventrale, che provengono dal terzo segmento del mesenteron, non decorrono, come tutte le altre, perpendicolarmente alle fibre trasverse per tutta la loro lunghezza, ma giunte in vicinanza del solco mediano si ripiegano verso di esso descrivendo una curva regolare. Inoltre non serbano come le altre una grossezza uniforme per tutto il loro decorso, ma a misura che si approssimano al solco ventrale crescono regolarmente in grossezza. Giunte in vicinanza dei fasci longitudinali del solco, il loro ingrossamento raggiunge il maximum e là subiscono repentinamente una divisione in moltissime fibre. Un gruppo di queste, che si mantiene compatto e che forma quasi una continuazione della fibra primitiva, riprende la direzione longitudinale e si unisce al fascio longitudinale del solco; un altro gruppo invece, suddiviso in molte fibre di piccolo diametro, va a formare, insieme a quelle provenienti dal lato opposto, le fibre del fascio trasverso del solco; infine un altro, che parte anche più indietro, composto anch' esso di molte fibre suddivise, va ad unirsi colle fibre trasverse del fascio posteriore. Si ha da notare inoltre, che il gruppo indiviso, che si unisce al fascio longitudinale del solco, emette anch' esso un piccolo gruppo di fibre, che va ad unirsi al fascio trasverso anteriore. Così da ogni fibra longitudinale che va a formare il solco, si hanno quattro gruppi di fibre, uno compatto che si unisce al fascio longitudinale del solco, gli altri tre suddivisi, di cui uno nascente dal compatto che va ad un fascio trasverso del solco e gli altri due che si originano dalla parte più ingrossata della fibra primitiva e che vanno ad unirsi ai due fasci trasversi seguenti; di questi tre gruppi il più potente è il medio (tav. 1 fig. 12).

Le fibre trasverse della tunica muscolare, giunte in vicinanza del solco ventrale mediano, si ramificano anche esse, ed alcuni loro rami vanno ad ingrossare le fibre longitudinali che si portano a costituire il solco ed in vicinanza delle quali ha luogo la ramificazione. Il resto del gruppo, assai sottile, forma una curva inversa a quella delle fibre longitudinali e finalmente va a terminarsi nel connettivo in vicinanza del solco stesso.

A comporre i fasci longitudinali del solco, entra però anche in

parte il fascio principale longitudinale ventrale, composto, come si è detto, di due metà e che nel secondo segmento in parte rimane esterno ed in parte dà fibre che vanno a costituire una porzione dei fasci longitudinali del solco ventrale.

La disposizione or ora descritta non è conservata in tutto il decorso del solco; anch' esso, come la tunica muscolare del secondo segmento, presenta alle due estremità caratteristici ordinamenti di fibre, diversi dal resto.

Anteriormente infatti le fibre trasverse del solco non sono riunite a fasci, ma si mostrano distribuite uniformemente e assai ravvicinate le une alle altre. Inoltre non sono più originate, come nel restante, dalle ramificazioni delle fibre longitudinali, invece sono in gran parte continuazione diretta delle fibre trasverse della tunica muscolare, che in quel tratto si ingrossano. Alla parte estrema del solco non hanno più un decorso trasverso e parallelo ma vanno convergendo a V ed entrano anche per un certo tratto nel primo segmento del mesenteron, ed anche ivi sono assai ravvicinate e, verso il punto di convergenza, assai ingrossate.

Le ultime fibre longitudinali quando sono in vicinanza al solco, verso la parte anteriore, subiscono come le altre l'ingrossamento speciale e formano altresì la curva; questa però è piuttosto leggiera, e dopo un breve tratto ripigliano la direzione longitudinale. Io credo però che dalla loro parte ingrossata mandino gruppi di fibre a rinforzare le fibre trasverse della terminazione anteriore del solco. Man mano però che le fibre sono più lontane dal solco, la loro curvatura e l'ingrossamento speciale sono minori, finchè gradatamente si passa alle fibre longitudinali comuni, fra loro parallele e che non subiscono in alcun tratto nè ingrossamento, nè curvatura.

Verso la estremità posteriore la disposizione è presso a poco simile a quella dell' anteriore; le fibre trasverse anche qui non sono più ordinate a gruppi, ma uniformemente distribuite, e assai ravvicinate, ed all' estremità le fibre trasverse del solco sono in diretta continuazione con quelle del restante della tunica. Anche le fibre longitudinali man mano si incurvano in modo minore e non mostrano più l'ispessimento terminale, anzi le ultime vanno poi a confondersi col fascio longitudinale principale del solco. Non vi ha però nella parte posteriore quell' incurvamento a V e quella penetrazione nel terzo segmento delle ultime fibre trasverse del solco.

Segmento posteriore. Il terzo segmento del mesenteron

presenta una particolare rassomiglianza col primo. Vi si nota cioè, che le fibre trasverse sono assai numerose e ravvicinate, e non offrono punto quella differenza di diametro secondo la posizione ventrale o dorsale, e che le fibre longitudinali non sono così regolarmente disposte come nel secondo segmento, nè così parallele. Esse provengono a gruppi dal secondo segmento, passando attraverso gli intervalli lasciati fra l'uno e l'altro ceco glandolare. I fasci longitudinali principali divengono più grossi per l'aggiunta di molte fibre longitudinali della tunica del secondo segmento e, giunti verso il limite col proctodaeum, terminano dilatandosi alquanto per l'allontanamento delle singole fibre.

I fasci longitudinali principali possono essere studiati con facilità anche ad occhio nudo sui mesenteron preparati intatti, col loro contenuto internamente e conservati nell' alcool. Dal loro studio si deduce:

1°. Che i fasci longitudinali principali, come tutti gli altri della tunica muscolare del mesenteron, non si continuano nè allo stomodaeum, nè al proctodaeum, ma sono esclusivi del mesenteron.

2°. Che il fascio longitudinale del dorso è composto di due fasci, i quali sono uguali e si mantengono assai ravvicinati nel primo e nel secondo segmento, mentre nel terzo si divaricano alquanto.

3°. Che i fasci longitudinali laterali, semplici nel loro decorso, si dilatano alquanto nella loro terminazione al proctodaeum e che nel primo segmento mostrano un fascio supplementare di lunghezza eguale a circa un terzo della lunghezza del segmento stesso.

4°. Che il fascio ventrale composto come il dorsale di due metà assai separate nel primo segmento, nel secondo segmento non rimane, come gli altri, aderente alla parete del mesenteron, ma se ne mantiene lontano, essendo solo attaccato alla parete del solco ventrale, mercè fibre striate e connettivali e membrane aniste, e ritorna poi ad essere aderente alla parete del mesenteron nel terzo segmento.

Per terminare la descrizione della tunica muscolare del mesenteron di *Oryctes* non rimane ora a parlare che della parete anteriore e della tunica dei cechi.

La parete terminale anteriore appartiene al primo segmento del mesenteron e lo chiude anteriormente, giacchè il diametro dell'esofago è assai stretto, mentre quello del mesenteron è assai maggiore, e si mantiene quasi uniforme dalla sua origine alla sua terminazione.

I fasci longitudinali principali si continuano passando attraverso alla prima fila di cechi anche nella parete terminale anteriore. Il dorsale in essa mostra i suoi due fasci assai più divaricati che non nella tunica del primo segmento, però fino alla sua terminazione presso allo stomodaeum mantiene le fibre di cui è composto assai compatte. Diversamente accade dei fasci laterali; essi nel passare che fanno nella parete anteriore, si scindono in gran parte nelle singole fibre e lo stesso fa il fascio ventrale. Pel restante della parete terminale devesi notare, che le fibre trasverse sono disposte a circoli concentrici, sebbene non siano ordinate così regolarmente come ne le altre parti del mesenteron; che la distanza frapposta tra l'una e l'altra è assai maggiore che non in ogni altra parte della tunica delle fibre trasverse del mesenteron stesso. Le fibre longitudinali sono anche assai rade, alcune fra esse sono molto grosse e ramificate, le altre invece hanno lo stesso diametro delle trasverse; non tutte infatti le fibre longitudinali del primo segmento del mesenteron vanno nella parete terminale anteriore, molte si perdono alla base dei fasci longitudinali dei cechi della fila anteriore.

Anche in questa parete, ai due lati del fascio longitudinale dorsale, come avviene nel primo segmento, vi sono due borse o piccoli cechi la cui forma però invece di essere allungata, come in quelle del primo segmento, è rotonda. Queste borse hanno la particolarità di avere la loro parete provvista di pochissimi muscoli, cioè una fibra longitudinale piuttosto grossetta che si ramifica e manda fine fibre trasverse. Tutte le fibre trasverse della parete passano attorno alla base di questi cechi, formandovi una specie di ispessimento od anello muscolare basilare.

Tunica muscolare dei cechi. Quelli della fila media e posteriore hanno una tunica muscolare mediocremente sviluppata, costituita da fibre longitudinali e trasverse[1]. Sì le une che le altre, benchè distribuite con un certo ordine, sono lungi dal presentare quella regolarità che si trova nel resto del mesenteron. I cechi sono ricoperti per tutta la loro lunghezza da fibre muscolari. Le trasverse sono disposte a gruppi, e tra un gruppo e l'altro vi è uno spazio privo di fibre, di larghezza uguale o poco superiore a quella dei gruppi stessi. Però le fibre che compongono questi gruppi, non sono nè a distanze regolari, nè decorrono

[1] Quelli della fila anteriore sono invece solo ricoperti da connettivo, e precisamente dai due strati esterno e medio del mesenteron.

sempre parallele fra loro, nè sono molto compatte; anche i gruppi non sono fra loro sempre paralleli, e spesso una parte del gruppo va a toccare il gruppo inferiore o superiore immediatamente vicino.

Ancora meno regolare è la disposizione dei muscoli longitudinali. Pochi sono disposti a gruppi che vanno a terminarsi all' apice ritornando poscia dal lato opposto, la più parte invece è costituita da fibre piccole che vanno piuttosto irregolarmente, ma in alcuni casi invece serbano un ordinamento molto regolare. Si le fibre trasverse, che le longitudinali provengono da quelle della tunica del mesenteron ed hanno una identica struttura.

Disposizione delle fibre muscolari nella *Tropinota*. — Segmento anteriore. L'ordinamento delle fibre è assai simile a quello dell' *Oryctes*. Il primo segmento presenta le fibre trasverse piuttosto grosse e strettamente unite le une alle altre. Lungo tutto il decorso del fascio principale dorsale, la tunica forma lateralmente tanti ripiegamenti trasversi che dànno luogo a piccole borse ventricolari dorsali, mancanti verso il terzo posteriore, ma assai frequenti nei due terzi anteriori, e le maggiori sono situate verso la metà. Esse lateralmente sono limitate dalle due porzioni del fascio dorsale che in questo segmento si divaricano assai.

Segmento medio e solco ventrale mediano. Come nell'*Oryctes* il segmento medio della *Tropinota* presenta le fibre trasverse a maggior distanza fra loro che non nel primo e nel terzo segmento, e più regolarmente disposte.

Mentre però nell' *Oryctes* le fibre trasverse per un certo tratto laterale-ventrale del loro decorso si mostravano tutte di egual diametro, e solo nella parte dorsale si vedevano fibre grosse e fine alternate, qui nella *Tropinota* le fibre hanno diversa grossezza, alternativamente, tanto nella faccia dorsale, quanto nella ventrale e laterale. Nella *Tropinota* si verifica in minor grado l'ingrossamento delle fibre trasverse nella faccia dorsale, e proporzionatamente in essa s'ingrossano di più le fibre di maggior diametro, che non quelle più fine. Le fibre minori non stanno, come nell' *Oryctes*, nel centro dell' intervallo lasciato fra due maggiori ma bensì costantemente più vicine alla fibra maggiore anteriore. Invece alla loro terminazione, in vicinanza del solco ventrale mediano, le fibre minori non terminano libere, sibbene vanno ad unirsi con una fibra maggiore, e non con quella a cui stanno più vicine, ma alla opposta, cioè alla posteriore. Mercè tale disposizione, le sole grosse fibre

prendono parte alla costituzione del solco mediano, ed il loro ordinamento in quel punto è caratteristico, perchè diverso da quello dell'*Oryctes* (tav. 1 fig. 16).

Ciascuna grossa fibra trasversa giunta in vicinanza del solco ventrale, e più propriamente alla parte ingrossata terminale della fibra longitudinale che va a costituire il solco ventrale, si divide in due gruppi di fibre sottili. Uno di questi va ad innestarsi alla parte ingrossata della fibra longitudinale, in corrispondenza della quale finisce la fibra trasversa, mentre l'altro va verso la posteriore; e siccome in ciascuna fibra longitudinale vicina al solco, vanno a terminarsi parecchie fibre trasversali in vicinanza immediata, così è spiegato come queste fibre longitudinali siano in così piccolo spazio tanto ingrossate.

Anche il solco ventrale mediano di questa specie per la costituzione sua differisce molto da quello dell' *Oryctes*. Le fibre trasverse centrali non sono distribuite a fasci lascianti un intervallo molto spazioso tra essi, ma invece sono uniformemente distribuite dappertutto (tav. 1 fig. 17). Esse constano di grosse fibre che hanno un diametro molto maggiore di quello di tutte le altre fibre trasverse del resto del mesenteron. Queste fibre trasverse non sono semplici, ma nella loro parte media mandano due rami, uno a destra l'altro a sinistra, assai brevi, di diametro minore a quello della fibra originante e l'uno ha una direzione inversa a quella dell' altro. Questi rami vanno ad anastomizzarsi colla rispettiva grossa fibra immediatamente adiacente. Nell' intervallo due grosse fibre, che è uguale o minore del diametro delle fibre stesse, trovasi inoltre una fibra che ha una dimensione assai minore rispetto alle altre, avendo un diametro trasverso circa $^1/_4$ od $^1/_5$ di quello della fibra maggiore.

I fasci longitudinali del solco sono relativamente di una potenza assai maggiore di quelli dell' *Oryctes*. Tanto essi, quanto le fibre trasverse, hanno origine dalle ramificazioni terminali delle fibre longitudinali della tunica muscolare che sono in vicinanza immediata al solco. Le sole differenze che vi hanno tra le fibre longitudinali della tunica che vanno a costituire il solco dell' *Oryctes* e quelle della *Tropinota* stanno in ciò che quelle di quest' ultima sono assai più ramificate alla loro terminazione di quelle dell' *Oryctes*, e che dànno i rami a molte fibre trasverse successive del solco, per un lungo tratto del loro decorso, ed infine che quando sono in vicinanza del solco stesso si ripiegano con una curva minore, ed ingrossano molto meno bruscamente alla loro estremità.

Analoghe differenze a quelle riscontrate nell' *Oryctes*, si trovano alle due estremità di questo secondo segmento nella *Tropinota*.

Verso la terminazione anteriore le fibre del solco non sono più alternate per grossezza, nè verso la loro parte centrale mandano rami laterali anastomotici colle fibre adiacenti; sono tutte assai grosse e molto vicine fra loro. Anche le fibre trasverse del restante della tunica all' estremità anteriore si presentano, invece che alternate per grossezza, tutte uguali fra loro e sono piuttosto grosse ed assai ravvicinate e le fibre longitudinali mostrano una disposizione assai meno regolare che nel resto della tunica muscolare.

Anche in questa specie le fibre trasversali alla terminazione anteriore del solco entrano alquanto nel primo segmento formandovi un arco.

Verso l'estremo posteriore, vi è una disposizione quasi analoga a quella dell' anteriore. Le fibre trasverse della tunica sono più ravvicinate ed hanno tutte egual diametro, ma la loro vicinanza è assai minore che non nella parte anteriore. All' ultimo tratto del solco le sue fibre trasverse non decorrono più diritte, ma formano un arco di cerchio, ed all' estremità non sono più originate dalle ramificazioni delle fibre longitudinali, ma si mostrano come la continuazione delle fibre trasverse del restante della tunica del mesenteron, le quali in quel punto sono più ingrossate. Per le fibre longitudinali vale quanto si è detto per l'*Oryctes*.

Segmento posteriore. La costituzione dell' ultimo segmento si rassomiglia in questa specie, come nell' *Oryctes*, a quella del primo. Le fibre trasverse sono piuttosto grosse e molto ravvicinate l'una all'altra, le longitudinali decorrono irregolarmente, i fasci principali laterali si fanno più larghi ed alla base si dispongono a ventaglio e lo stesso fa il dorsale. I due fasci del ventrale, assai discosti nel secondo segmento, si riuniscono nel terzo formando un unico fascio.

La parete terminale anteriore ed i cechi glandolari presentano quello stesso ordinamento nella musculatura che si è visto esistere nell' *Oryctes*.

A causa della scarsità degli esemplari, non ho potuto preparare la tunica muscolare del mesenteron di *Cetonia*; essa però tanto dalla forma generale, quanto dalle sezioni fatte, si mostra simile a quella della *Tropinota*.

Disposizione delle fibre muscolari del mesenteron di *Anomala*. Segmento anteriore. Una grande diversità nella costituzione della tunica muscolare si nota invece tra il mesenteron

dell' *Anomala* e quello delle specie precedenti. Principalmente perchè manca la fila media di cechi ed il solco ventrale nel secondo segmento del mesenteron, la tunica muscolare è ridotta a maggiore semplicità.

Il primo segmento è riconoscibile per le sue fibre trasverse piuttosto ravvicinate, dappertutto di ugual diametro e non molto regolarmente ordinate, per le fibre longitudinali anch' esse alquanto irregolarmente disposte e non ben parallele fra loro. Una particolarità che fa differire questo primo segmento dell' *Anomala* da quello dell' *Oryctes* e *Tropinota*, sta in ciò che esso è notevolmente più lungo di quello delle ultime due specie.

Meglio che in ogni altra guisa si scopre nelle preparazioni in toto della tunica muscolare del mesenteron di questa specie, che vi è un accenno alla formazione della fila media di cechi nel limite tra il primo ed il secondo segmento. Questa infatti è chiaramente mostrata dalla disposizione delle fibre muscolari le quali, nel luogo ove nelle altre specie sono i cechi, sono assai allontanate fra loro facendo delle curve. Queste mostrano come l'origine dei cechi sia dovuta ad uno allungamento delle fibre della tunica del mesenteron e ad un aumento nella distanza che fra esse intercede. Tra un fascio principale e l'altro si vede l'accenno alla formazione di due cechi. Tra l'uno e l'altro di questi cechi rudimentali. passano molte fibre longitudinali riunite a gruppi, che dal primo vanno al secondo segmento.

Segmento medio. Sul principio del segmento medio, proprio al limite posteriore dell' accenno della fila media di cechi, le fibre trasverse sono piuttosto grosse e molto ravvicinate e quelle longitudinali vanno prendendo un ordinamento più regolare. Subito dopo si vede che le fibre nella faccia dorsale tendono a disporsi come nell' *Oryctes*, vale a dire sono di grossezza alternata.

Verso la metà posteriore del secondo segmento si vede un accenno alla formazione del solco mediano ventrale (tav. 1 fig. 18). Di questo all' esterno non si vede mai traccia, come accade per i cechi della fila media, e non si sospetterebbe affatto che fosse in stato rudimentale in questa specie, se non si osservasse la tunica muscolare. Infatti le fibre trasverse non decorrono più in tutta la tunica muscolare in una direzione costante, ma giunte verso la faccia ventrale fanno una curva che ha la concavità volta posteriormente. Esse sono anche alternativamente di grossezza differente e giunte verso la linea mediana ventrale per un breve tratto diventano più grosse e di nuovo decorrono in senso trasversale. Le maggiori si anastomiz-

zano tra loro. per mezzo di brevi rami, nella linea mediana. come quelle del solco mediano della *Tropinota*, però il loro diametro non è così notevole come in quelle del solco della stessa specie. Anche nella parte mediana ventrale, al contrario di quanto si riscontra nell'*Oryctes* e nella *Tropinota*, decorrono le fibre longitudinali. In vicinanza della parte mediana pure le fibre longitudinali vicine al rudimento del solco si incurvano alquanto, diventano più grosse, ma ben presto ritornano ad esser sottili e riprendono la direzione longitudinale.

Al contrario di quanto avveniva nell' *Oryctes* e nella *Tropinota*, il fascio longitudinale ventrale decorre, come il dorsale, sempre aderente per tutta la lunghezza alla parete del segmento medio.

Posteriormente all' accenno del solco ventrale, vi è ancora un piccolo tratto del segmento medio, nel quale le fibre trasverse sono piuttosto piccole e descrivono una curva acuta colla convessità volta posteriormente. Infine, verso l'estremità posteriore, le fibre si mostrano, come nell' anteriore, sempre diritte ed hanno nella parte dorsale un diametro alquanto maggiore di quello della ventrale, e sono alternativamente di grossezza diversa.

Segmento posteriore. Al disotto dello sbocco della fila posteriore di cechi esiste un piccolissimo tratto di mesenteron che rappresenta il terzo segmento, così sviluppato nelle specie antecedentemente studiate. In esso le fibre trasverse sono fine, assai ravvicinate, specialmente nella parte dorsale. Le fibre longitudinali sono scarse, i fasci principali si dilatano alquanto per terminare al limite col proctodaeum, risolvendosi nelle singole fibre da cui sono costituiti.

Lunghezza delle fibre muscolari del mesenteron. Per quel che riguarda le fibre longitudinali, si può dire con sicurezza che esse sono lunghe quanto il mesenteron stesso. Non dànno e non ricevono anastomosi e vanno da un' estremità all' altra di questo organo mantenendosi sempre indivise. Lo stesso non si può dire per le fibre trasverse le quali giunte al disotto dei fasci principali longitudinali e specialmente sotto il dorsale dànno numerose ramificazioni e si confondono in quel punto le une colle altre. Del resto nel secondo segmento delle specie che posseggono il solco ventrale, esse terminano anche in vicinanza a questo. Inoltre ho potuto osservare che sono più lunghe nel primo e terzo segmento di quello che nel secondo, perchè nei primi due, in corrispondenza dei fasci longitudinali, non si anastomizzano.

Costituzione intima delle fibre muscolari del mesen-

teron. Le fibre sono avvolte da un sarcolemma, e internamente a questo possono esservi pochi e piccoli nuclei. Il contenuto delle fibre ha, anche nelle viventi, una struttura finamente fibrillare e le fibrille decorrono diritte e parallele all' asse longitudinale della fibra stessa (tav. 2 fig. 46).

Osservando il tessuto muscolare del mesenteron si a fresco, che nelle preparazioni fatte con alcool, sublimato, acido picrico, e colorate con carminio boracico, picrocarminio ed ematossilina si vede che le fibre, tanto longitudinali, che trasversali, non mostrano la struttura caratteristica delle fibre striate.

Nei punti ove le fibre sono rotte, dove cioè trovasi un apice libero, per effetto della contrazione, si mostra una specie di falsa striatura verso l'apice stesso (tav. 2 fig. 48). Questa contrazione può essere effettuata anche dall' acqua e dall' acido acetico, e così le fibre tanto per effetto della contrazione naturale, quanto per quella causata dai reagenti si mostrano striate. Le strie però sono grossolane (tav. 2 fig. 49, 50), non sono in direzione costante, anzi spesso nella stessa fibra vanno in direzione inversa, e lasciano fra loro intervalli assai variabili in larghezza. L'aspetto delle diverse zone chiara e scura è anche molto differente da quello delle vere fibre striate, esse sembrano causate da una modificazione interna delle diverse fibrille piuttosto che alla presenza di due vere sostanze, una monorifrangente l'altra birifrangente. Manca infine nella zona chiara la stria di Krause. Per queste ragioni, sono portato ad ammettere che le fibre del mesenteron non si debbano ritenere come striate. Infine la maggioranza tra esse, cioè quelle a piccolo diametro non presentano neppure questa modificazione. Trovasi però un' eccezione, vale a dire nelle fibre trasverse del solco ventrale di *Tropinota* e forse in quelle dell' *Oryctes* che sembrano presentare i caratteri di vere e proprie fibre striate. Anche nella tunica del mesenteron di *Anomala* le fibre muscolari si presentano in parte striate; in alcune anzi le strie non sono perpendicolari all' asse longitudinale della fibra, ma oblique e sono così disposte che, mentre alcune hanno una data direzione, un altro gruppo si presenta inclinato in direzione del tutto opposta, si che sembra una sorta di striatura spirale della fibra.

In tal modo abbiamo nel mesenteron due sorta di fibre le une liscie, le altre striate, ma in maggioranza sono liscie.

Fibre muscolari e connettivali del fascio principale ventrale. Per la varietà e singolarità delle forme istiologiche, merita una speciale attenzione lo studio del fascio principale ventrale,

colle fibre che lo tengono aderente al mesenteron, nelle specie che, come l'*Oryctes*, il *Phyllognathus*, la *Cetonia* e la *Tropinota*, hanno nel secondo segmento il solco ventrale mediano.

Questo fascio, già conosciuto dal De Haan e da lui interpretato come un tendine, è stato poscia affatto trascurato dagli autori recenti che si sono occupati dell' istiologia del canale digerente di queste larve. Esso esiste tanto nelle specie che hanno il solco ventrale, quanto in quelle che, come la *Melolontha* e l'*Anomala* ne sono sprovviste: ma mentre in queste rimane aderente come gli altri alla parete del mesenteron, nelle prime invece nel segmento medio se ne allontana e forma quasi la corda della curva fatta dal mesenteron. Però non rimane libero in tutto il suo decorso, ma di tratto in tratto manda tanto delle fibre muscolari quanto delle fibre e membrane connettivali, le quali lo tengono unito colla parete esterna del solco ventrale.

Queste fibre che riuniscono il fascio al mesenteron hanno una costituzione speciale che non assumono in nessun' altra parte di tutto l'intestino.

Tra le fibre muscolari sono degne di essere notate quelle le quali, ai loro punti d'inserzione, si dilatano notevolmente, mentre nella loro parte centrale rimangono cilindriche. La terminazione di queste fibre si può chiamare a ventaglio (tav. 3 fig. 63, 64), perchè le singole fibrille si dispongono, su una sottile membrana connettivale, a triangolo. ed hanno l'aspetto di tanto linee divergenti. Il triangolo ha la base al punto d'inserzione e l'apice dalla parte in cui la fibra comincia a diventar cilindrica. La membranella su cui le fibrille sono disposte a linee divergenti non è altro che una dilatazione così foggiata della membrana sarcolemmatica.

Altre fibre muscolari invece si comportano in modo del tutto differente. Generalmente hanno un diametro assai piccolo, sono provviste di un sarcolemma bene sviluppato, ed hanno anche molti nuclei. Queste fibre (tav. 2 fig. 52) ad un certo punto si biforcano, e nel punto di divergenza i due fasci sono riuniti per un breve tratto da una membranella triangolare, nella quale sovente si vedono uno o due nuclei nel centro. Talvolta queste fibre sono ridotte appena a due fibrille, che poi nel punto di ramificazione si allontanano l'una dall' altra e per un breve tratto hanno anche la membrana connettivale triangolare che le tiene unite[1].

[1] Una forma simile a questa è stata descritta e figurata dal Wagener nella tunica del cuore della larva di *Corethra plumicornis*. (in: Arch. Mikr.

Oltre a questi elementi caratteristici appartenenti al tessuto muscolare, ve ne sono altri che devono essere riferiti al tessuto connettivo e che anch' essi presentano forme interessanti.

Vi sono cioè fasci di fibrille, con nuclei nell' interno posti a distanze regolari, ed avvolti da una membrana anista. Le fibrille componenti sono omogenee in tutta la loro lunghezza, prendono poco il colore e sono assai rifrangenti; non appartengono al tessuto elastico, perchè colla potassa si sciolgono.

Esistono inoltre fasci diversamente conformati, ravvolti pure essi da una membrana anista, i quali hanno la figura fusiforme (tav. 2 fig. 57); sono piuttosto ingrossati nella parte centrale dove mostrano uno o più nuclei, e dove la membrana anista forma esternamente molte piccole pieghe; alle loro estremità si terminano con un filamento lungo, fino e molto rifrangente. Le pieghe formate dalla membrana possono essere piuttosto regolari; però spesso le pieghe di un lato non si incontrano con quelle dell' altro. I nuclei talvolta stanno di lato, sono circondati alle due estremità da un poco di protoplasma (tav. 2 fig. 53—56).

Infine si rinvengono altri elementi, che sembrano formati da una sola fibra e si mostrano pure fusiformi (tav. 2 fig. 58). Nella parte centrale ingrossata, vi è un nucleo piuttosto grosso, e tutto il restante dell'elemento, fin là ove diventa cilindrico ed omogeneo, presenta internamente la sostanza che lo compone divisa in tanti piccoli cubetti, di forma e grandezza regolare, decrescenti dalla parte centrale della fibra alla apicale e separati fra loro da un piccolo spazio forse riempito da un materiale meno denso e che non prende il colore.

Tutti questi elementi di natura connettivale vengono formati da cellule, alcune delle quale piccole, altre assai maggiori, le quali persistono anche nella larva adulta per la produzione di nuovi elementi.

Le grosse cellule (tav. 3 fig. 59) hanno un nucleo rotondo molto distinto, un corpo protoplasmatico limitato da una membrana, e la forma loro è dapprima cubica, ma in seguito divengono cilindriche. Il nucleo è ricco di cromatina, il protoplasma mostra assai chiaramente un reticolo, che dalla periferia del nucleo va verso la membrana. Queste cellule spesso sono disposte in serie le une accanto alle altre e in ciascuna serie vi sono dai tre quattro cinque o più elementi, di cui gli estremi sono modificati, perchè invece di

Anat. 10. Bd. Taf. 17 Fig. 4.) In quella però la membranella era limitata anche alla base da una fibrilla striata.

essere di forma eguale agli altri, mostrano l'estremità libera prolungata in una punta assai lunga che può terminare libera oppure anastomizzarsi all' estremità similmente ristretta della cellula terminale di un' altra serie.

Le modificazioni successive a cui vanno soggetti questi elementi sono localizzate principalmente nella membrana. Infatti negli esemplari in cui sono più modificati si scorge, che le loro membrane laterali si sono fuse insieme (tav. 3 fig. 60, 61) e mostrano una striatura nel senso longitudinale, che fa sembrare come se nella membrana si fossero formate fibrille connettive assai rifrangenti. Internamente si vedono le cellule, ma il loro protoplasma si mostra assai povero di sostanza reticolare. Le sezioni trasverse (tav. 3 fig. 62) di questi elementi ancor più modificati, mostrano infatti che nella membrana si sono formate, a distanze più o meno regolari, delle vere fibrille e che l'interno della cellula, oltre che dal nucleo, è occupato da un liquido chiaro che non prende il colore. Io inclino a credere che questi elementi per trasformazione successiva diano origine ai fasci fusiformi, che ho innanzi descritto, formati nella parte ingrossata da molte fibrille e terminati da un filamento, che deriverebbe dalla trasformazione della parte sottile della cellula terminale.

Gli elementi cellulari minori o darebbero colle successive loro trasformazioni altre forme di connettivo più semplici, come quelle della terza specie che ho descritto più sopra oppure si riunirebbero fra loro, trasformandosi in fasci di fibrille omogenee di diametro uniforme, per tutta la loro lunghezza. Ma di queste trasformazioni non ho avuto la prova diretta.

Connettivo sotto-epiteliale del mesenteron.

Il connettivo sotto-epiteliale forma una membrana di un piccolo spessore tra la tunica muscolare e l'epitelio. È variamente ripiegato, e spesso le pieghe hanno una direzione longitudinale. Nella sua superficie interna presenta sparse in numero maggiore o minore una gran quantità di piccole cellule, a corpo piccolo, tondeggiante, con nucleo che si colora fortemente, le quali mostrano di propagarsi per divisione diretta. Molte fra esse sono sparse irregolarmente su tutta l'estensione interna della membrana, altre invece si trovano riunite in ammassi. Queste ultime sono assai accumulate in piccole cripte formate da infossamenti della membrana disposte irregolarmente. Queste cripte o, come lo chiamò Sirodot,

follicoli gastrici, hanno una forma circolare e il connettivo che le limita si mostra più ispessito che altrove, sì che forma una specie di anello intorno al contorno della cripta.

Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* la parete terminale anteriore possiede numerose cripte, piuttosto grossette. Le maggiori però si trovano nei due piccoli tubercoli cecali che stanno ai lati del fascio longitudinale dorsale. Il numero delle cellule che trovansi in esse è assai superiore a quello di ogni altra cripta dell' intestino di questa specie; anche il loro diametro è superiore a quello delle altre.

Anche nella tunica della parete del primo segmento le cripte si presentano in numero ragguardevole, e molte specialmente stanno nella faccia superiore in vicinanza del fascio longitudinale dorsale: anteriormente sono in numero maggiore che posteriormente. Nel segmento medio le cripte (tav. 1 fig. 15) sono meno numerose di quello che nel primo e sembrano stare dappertutto. Finalmente nel terzo segmento sono meno numerose che negli altri due, ed hanno anche un diametro minore.

Anche nel connettivo dei cechi le cripte si trovano, sono piuttosto grossette ed alquanto numerose.

Le cellule, che sono nella superficie interna del connettivo e quelle contenute nelle cripte sono cellule mobili, non fisse nella membrana stessa, perchè strisciando alquanto col pennello bagnato, il tessuto fresco, dopo che si è tolto l'epitelio, esse si distaccano con facilità, tanto dalla superficie del connettivo, quanto dall' interno delle cripte.

La membrana connettivale tanto del primo, che del terzo segmento è più spessa e mostra pieghe più ravvicinate e numerose che non nel secondo segmento.

Anche nei cechi e nella parete terminale anteriore la membrana connettivale presenta uno spessore più notevole che non nel secondo segmento; però tanto in questa che in quelli, presenta qualche volta delle modificazioni particolari, simili a quelle che si vedono ai lati del solco ventrale mediano e che dànno luogo ad una varietà speciale di tessuto connettivo, che verrà descritto in seguito.

Nella *Tropinota*, si trova quanto è stato descritto nell' *Oryctes*, ma le cripte hanno dimensioni assai maggiori che non in quest' ultima specie e le cellule in esse contenute sono anche assai più grosse e numerose. Esse trovansi come nell' *Oryctes* anche nella parete del solco ventrale mediano. Invece nell' *Anomala* sono considerevolmente più piccole ed anche in assai minor numero che non nella *Tropinota*.

Sono localizzate specialmente là ove la tunica muscolare mostra l'accenno alla formazione dei cechi della fila media, ed anche dove si mostra il rudimento del solco ventrale mediano.

Può sorgere infine il dubbio, se le piccole cellule mobili che trovansi sparse in tutta la superficie interna della tunica connettivale non siano i resti delle cellule dell' epitelio del mesenteron lasciate ivi da un' incompleta pulitura del connettivo. Vi sono però due ragioni che si oppongono a tale ipotesi. In primo luogo esse riscontransi uniformemente, sebbene senza ordine, distribuite in tutta la superficie del connettivo, e se ciò si dovesse ad una incompleta pulitura dell' organo, si dovrebbero trovare qua più scarse, là più abbondanti, a seconda che si ha più o meno pulito nei diversi luogha col pennello; invece nelle varie preparazioni che io ho fatto, le ho sempre trovate o dappertutta scarse o dovunque abbondanti. In secondo luogo poi per la loro forma non si assomigliano a quelle cellule basamentali che formano la matrice dell' epitelio del mesenteron, ma ricordano molto le cellule del sangue di queste larve, sì che sono inclinato a crederle piuttosto cellule sanguigne della circolazione del mesenteron, che cellule epiteliali. Infine esse mostransi più abbondanti là ove la funzione è maggiore, vale a dire nel solco ventrale mediano e nei cechi.

Devesi notare infine che nel solco ventrale mediano, tra i fasci trasversi nell' *Oryctes* e lungo le fibre del solco nella *Tropinota*, il connettivo è più abbondante che altrove e contiene anche molte fibre, oltre che la membrana omogenea come nel resto.

Tessuto mioideo. La presenza di un tessuto connettivo di forma affatto speciale caratterizza il mesenteron delle larve di *Oryctes*, *Phyllognathus*, *Cetonia* e *Tropinota*. Per analogia questo tessuto dovrebbesi trovare anche nelle larve degli altri Dinastidi (*Pentodon*, *Calicnemis*), e fra i Cetoniarî da me non studiati, anche nella larva di *Osmoderma*[1]. Per la somiglianza che hanno le sue fibre a quelle del tessuto muscolare striato ho proposto di dare a questo tessuto il nome di connettivo mioideo.

Questo tessuto occupa principalmente la parte ventrale mediana del mesenteron, e, più precisamente, forma i due cordoni ventrali

---

[1] Si può esser certi della presenza di questo tessuto nell' *Osmoderma eremita*, giacchè il suo mesenteron ha una conformazione affatto simile a quello delle larve in cui ho riscontrato questo nuovo tessuto. Come pure si può affermare con sicurezza che manca nell' intestino della *Melolontha*, essendo questo affatto simile a quello di *Anomala*.

sui quali poggia l'epitelio, e così viene costituito il solco del segmento medio del mesenteron, che trovasi nelle larve di questi generi.

La sostanza fondamentale di questo connettivo consta di una massa gelatinosa, trasparente e che rifrange assai fortemente la luce. Essa si scioglie assai bene in una soluzione di potassa al 10 %, nell' acido acetico tanto in soluzione concentrata, quanto nella soluzione dell' 1 %. Questa sostanza è assai compatta e difficilmente si lascia penetrare dall' acqua. Le sue proprietà fisiche variano secondo i differenti generi: così è più rifrangente e più compatta nell'*Oryctes* e *Phyllognathus*, di quello che nella *Cetonia* e nella *Tropinota*.

Le fibre, che costituiscono la vera particolarità di questo tessuto, si presentano generalmente striate di trasverso nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* (tav. 2 fig. 34—39), ma nella *Cetonia* e *Tropinota* non è così frequente come nell' *Oryctes* di trovarle striate, e la striatura è assai meno visibile. La striatura trasversa di queste fibre fa pensare, a prima vista, che esse siano di natura muscolare, ma studiando con attenzione la struttura di questi elementi, si scorge facilmente che essi sono connettivali. Infatti: 1° Esse si sciolgono assai facilmente in una soluzione di potassa o di soda caustica al 10 %; coll' acido acetico tanto concentrato, quanto nella sua soluzione all' 1 %, dapprima si gonfiano, diventano trasparenti e poi si sciolgono. 2° Esse si trovano comprese in una sostanza jalina, amorfa, come spesso avviene per i tessuti connettivi e mai per le fibre muscolari. 3° Le strie trasverse si prolungano per un tratto maggiore o minore fuori del contorno generale della fibra, talvolta da un sol lato, tal' altra da entrambi (tav. 2 fig. 8, 32 e 36), formando così quasi una frangia più o meno prolungata, lungo una parte del suo decorso. 4° Spesso a tratti che si presentano striati si succedono parti intieramente liscie (tav. 2 fig. 32, 36, 37). 5° Il diametro di queste fibre non si mantiene più o meno costante, come succede nella fibra muscolare, o anche gradualmente variabile, ma a parti bruscamente e fortemente rigonfiate succedonsi tratti sottilissimi (tav. 2 fig. 37). 6° Tali fibre stanno in relazione più o meno intima con cellule connettivali (tav. 2 fig. 32 e 35). 7° Nella zona chiara non si vede traccia di membrana di Krause, nè mostrano affatto la striatura longitudinale e quindi non si risolvono in fibrille primitive.

Dal complesso di queste osservazioni si può quindi, con sufficiente certezza, stabilire che queste fibre sono di natura connettivale e non muscolare.

Le strie trasverse di queste fibre presentano, come le strie della fibra muscolare striata, quella particolarità di inversione della luminosità, variando l'altezza del foco del microscopio (tav. 2 fig. 37 *a*, *b*). Sembra però che le zone scure non presentino la doppia rifrazione.

Queste fibre non sempre decorrono semplici per tutta la loro lunghezza, in molti casi si ramificano (tav. 2 fig. 34, 35, 39) o al loro apice, o lungo il loro decorso. I loro rami possono essere o molto sottili in confronto alla fibra originante, oppure avere un diametro quasi uguale ad essa.

Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* le fibre che trovansi nella parte centrale della sostanza fondamentale partono da sistemi di fibre assai complessi e che si potrebbero rassomigliare a gabbie i cui spiragli hanno forme irregolari. Queste (tav. 2 fig. 25—28, 30, 31) sono formate da un intreccio, di varia grandezza e configurazione, di fibre anch' esse striate di variabilissima dimensione. Tra le fibre che compongono la gabbia vi si trova quasi sempre uno o due tratti, assai più rigonfiati degli altri (tav. 2 fig. 30), corti, da cui partono numerose e sottili fibrille, alcune delle quali si anastomizzano colle altre fibre che compongono la gabbia, mentre la massima parte di esse rimane libera. Nella *Cetonia* e *Tropinota* però, ove il tessuto assume una maggiore semplicità, queste gabbie si trovano assai raramente, ed in luogo di esse trovansi delle cellule connettivali ramificate (tav. 2 fig. 41—45), i cui prolungamenti possono essere striati o no e che hanno nel centro un grosso nucleo con sostanza cromatica molto rifrangente.

Le fibre che partono, tanto dai sistemi a forma di gabbia, quanto dalle cellule ramificate, in gran parte si anastomizzano con quelle che partono dalle gabbie o dalle cellule vicine e formano così una specie di rete di sostegno, compresa nella sostanza fondamentale (tav. 2 fig. 30, 42).

Ho potuto studiare la costituzione di questo tessuto speciale, da preparazioni a fresco e permanenti di sezioni longitudinali e trasversali del mesenteron, colorate con carminio boracico, picrocarminio ed ematossilina.

Colle preparazioni a fresco, fatte mettendo sul portaoggetti un po' del connettivo con alcune goccie di acqua e quindi debolmente premendolo col copriogetti, si può studiare assai bene la forma delle gabbie, quella delle fibre ed in ispecie la striatura trasversa; questa, come sovente accade con altri connettivi che mostransi un po' striati di trasverso, apparisce meglio se si fa agire sulle fibre l'acqua,

mentre si vede meno chiaramente se il preparato è fatto dal semplice tessuto. Vi è anche vantaggio a fare agire una soluzione di iodo sul tessuto fresco; questo reagente colorisce piuttosto intensamente le fibre coi loro intrecci, mentre lascia la sostanza fondamentale, almeno per un certo tempo, affatto scolorata.

Colle preparazioni permanenti si studia invece la disposizione degli elementi nell' interno del tessuto, la costituzione intima delle gabbie e la relazione che il tessuto ha cogli altri strati del mesenteron.

Infatti collo studio delle preparazioni permanenti del mesenteron di *Oryctes* e *Phyllognathus* si può constatare facilmente, come nello interno di ciascun sistema a forma di gabbia si trova un grosso nucleo (tav. 2 fig. 21—27). Questo si distingue con molta chiarezza perchè si colora facilmente, tanto il suo contorno che è di notevole spessore, quanto la sua cromatina che è abbondante e disposta in una o più masse di varia grossezza.

Inoltre, in ispecie nelle sezioni longitudinali, si notano lungo tutto il decorso del cordone connettivale delle cellule di apparenza ameboide (tav. 2 fig. 21), immerse nella sostanza fondamentale, tanto alla sua periferia quanto nel centro. Esse hanno un nucleo analogo a quello che si trova nei sistemi a forma di gabbia, un corpo protoplasmatico assai voluminoso e prolungamenti più o meno lunghi e ramificati. La natura dei prolungamenti è variabile: talvolta sono costituiti della stessa sostanza del corpo della cellula, come gli pseudopodi di un' ameba, altre volte (tav. 2 fig. 29) il loro protoplasma è modificato e somigliano alle fibre già descritte: nè è raro il caso di trovare alcune cellule di cui tutto il protoplasma si è modificato in fibre e che forma attorno al nucleo una rete. Anche queste cellule stanno in relazione per mezzo dei loro prolungamenti, e talvolta l'unione fra l'una e l'altra è così intima, da essere unite non più mercè i soli prolungamenti ma con tutto il corpo cellulare, e siccome questo sembra, nella massima parte dei casi, sprovvisto di membrana, così formasi un vero sincizio (tav. 2 fig. 21).

Siccome si trovano tutti i gradi di passaggio dalla forma primitiva di queste cellule a quella complicata dei sistemi a forma di gabbia, così è ragionevole di ammettere che queste cellule, mentre da un lato coi loro prolungamenti daranno le future fibre striate, dall'altro col loro corpo protoplasmatico formeranno i sistemi a forma di gabbia: e ciò tanto più verosimilmente inquantochè troviamo ancora nel centro delle gabbie il nucleo della cellula da cui la gabbia ha

avuto origine, nucleo che in forma e dimensione è affatto simile a quello delle cellule ameboidi. Queste considerazioni acquistano inoltre maggiore valore colla comparazione degli elementi di questo tessuto nei varî generi da me studiati. Infatti nei generi *Cetonia* e *Tropinota* invece dei sistemi complicati dell' *Oryctes* si trovano in massima parte le forme primitive, cioè le cellule ramificate più o meno differenziate.

A questo proposito farò notare come nel genere *Tropinota* le sezioni trasverse e longitudinali dei cordoni ventrali del mesenteron mostrano a confronto dell' *Oryctes* un numero minore di elementi nella sostanza fondamentale. Questi sono meno complicati di quelli dell' *Oryctes*, ma più di quelli della *Cetonia*. Inoltre in quest' ultimo genere oltre che gli elementi assumono una maggiore semplicità che non negli altri due generi, si nota anche una grande scarsezza di essi nella sostanza fondamentale, conciochè nelle sezioni trasverse può accadere di trovare dei punti sprovvisti affatto di questi elementi.

La disposizione delle fibre di questo connettivo lungo i cordoni ventrali fa vedere la natura della funzione che esso è destinato a compiere. Serve di sostegno ai due rialzi ventrali dell' epitelio. Facendo una sezione longitudinale del mesenteron lungo i cordoni ventrali notiamo nell' *Oryctes* (tav. 2 fig. 22) che le gabbie sono disposte nella parte centrale del cordone e le fibre che ne partono si dirigono generalmente o in alto, o in basso, cioè verso l'apice e la base del triangolo formato dalla sezione trasversa del cordone stesso. Giunte in alto le fibre non vanno più perpendicolarmente alla superficie dell' epitelio ma decorrono parallelamente ad essa. In basso si ha la stessa disposizione, ma però il numero delle fibre che sta nella parte inferiore o basale è molto maggiore di quelle che si trovano nella parte apicale. Questi due sistemi superiore ed inferiore di fibre non si trovano compresi nella sostanza fondamentale ma al limite di essa, e inoltre le fibre della parte basilare sono molto più grosse di quelle della parte apicale. Siccome tali fibre presentano le stesse particolarità di quelle comprese nella sostanza fondamentale, ed anzi sono in dipendenza diretta di quelle, così appartengono tutte allo stesso tipo di tessuto. Questa disposizione, con poche variazioni è costante nei quattro generi.

Il rialzo unico della parte posteriore ventrale del primo segmento del mesenteron di queste stesse specie, come anche i due rialzi del terzo segmento sono formati principalmente da questo tessuto. In

essi però, a differenza di quanto succede nei rialzi del solco del secondo segmento, sono più abbondanti le fibre che la sostanza intercellulare. Forme affatto analoghe le ho pure riscontrate nel connettivo che ricopre i ciechi specialmente gli anteriori, ed anche nella parete anteriore del primo segmento dell' *Oryctes* e *Phyllognathus* durante l'estate.

Io credo che questo tessuto non sia che una trasformazione del connettivo sotto-epiteliale che trovasi tra la tunica muscolare e l'epitelio, giacchè ove esso esiste non trovasi al disotto delle cellule la lamina così rifrangente di connettivo che è presente ovunque altrove, ed anche pel fatto testè notato che in altre parti del mesenteron il connettivo comune membranaceo può trasformarsi direttamente in questa varietà così caratteristica.

Esso non ha relazione intima colla tunica muscolare, giacchè col pennello facilmente si possono staccare i due cordoni che formano i rialzi ventrali ed al disotto si trova la tunica muscolare, la quale preparata col metodo della distensione non si mostra, nel punto ove erano i cordoni, per nulla alterata nell' ordinamento delle sue fibre.

Della presenza di questo speciale tessuto, nessuno degli autori che hanno fin qui studiato la costituzione del canale digestivo delle larve dei Lamellicorni pare che siasi accorto. Simroth che ha descritto con molta cura l'intestino della larva di *Osmoderma*, ne fa semplicemente un accenno col seguente periodo: »Die Grundsubstanz der Röhren oder Halbrinnen ist ein dicht längs- und quergerunzeltes Bindegewebe.«

Epitelio del mesenteron.

Se si taglia un intiero mesenteron funzionante di una larva qualsiasi di Lamellicorni fitofagi, si resta colpiti da un fatto assai notevole, vale a dire che nelle sue varie parti l'epitelio presenta forme assai differenti, variabili di posizione nei varî individui della stessa specie.

Mentre si possono trovare in alcune sezioni cellule intere ben limitate, con nucleo assai colorabile, e ripiene di un protoplasma che mostrasi assai attivo, perchè si tinge intensamente colle materie coloranti (tav. 2 fig. 20), in altre invece si notano cellule in via di disfacimento, prive di protoplasma, spesso con una boccuccia alla loro estremità libera e con un nucleo che invece di essere come quello di tutte le cellule normali più colorabile del protoplasma, rimane meno colorato del resto della cellula, mostrando l'apparenza di una vescicola

vuota o quasi (tav. 3 fig. 69). In altre parti la regressione può essere ancora maggiore, si possono trovare cioè le cellule completamente rotte, restando aderenti alla parete solamente le estremità basilari delle antiche cellule col nucleo assai deformato.

Ora tali particolarità non possono essere l'effetto della conservazione o della preparazione; prescindendo anche dal fatto che tutte queste variazioni possono trovarsi in uno stesso mesenteron preparato tutto nel modo identico, l'osservazione dell' epitelio a fresco mostra che esse esistono allo stato naturale, giacchè preparando su un vetrino un po' di epitelio preso da un mesenteron allora allora tolto dall' animale vivente, si osservano tanto cellule intiere ben conservate, quanto cellule in disfacimento o disfatte e nuclei vuoti o quasi liberi, provenienti da cellule decomposte. Infine la fissazione con liquidi differenti, come sublimato in soluzione satura o no, sciolto in acqua od in alcool a 90°, il liquido del Kleinenberg, l'acido cromico, il bicromato potassico, l'alcool a 90° od assoluto, dà risultati identici, per cui tolta di mezzo qualsiasi causa di errore che potesse provenire da reagenti o dalla preparazione, tale polimorfismo doveva trovare la sua spiegazione nel diverso stato di funzionamento delle cellule stesse.

Meno nei periodi di muta, che non possono essere presi in considerazione nel presente lavoro, ho rinvenuto sempre quest' organo affatto ripieno di materie alimentari. Il mesenteron è quindi continuamente in grande attività, per cui io credo che una descrizione esatta dell' epitelio di quest' organo non deve solo limitarsi alle cellule in istato giovanile, ma per corrispondere alla realtà deve abbracciare tutti gli aspetti che esse presentano dall' origine fino al loro disfacimento completo.

Trasformazioni delle cellule. La forma generale delle cellule adulte è essenzialmente cilindrica; sono ripiene da un protoplasma a granuli assai fini; le loro pareti sono piuttosto sottili meno la superiore od esterna che è costantemente di uno spessore maggiore e coperta generalmente da ciglia. Queste cellule sono assai alte, essendo talvolta cinque o sei volte più alte che larghe. Sono provviste di un nucleo sferico od ovoidale, ripieno anch' esso di un materiale omogeneo o molto finamente granuloso, che si tinge assai intensamente colle sostanze coloranti. Il contenuto della cellula può essere od uniformemente distribuito nell' interno ovvero, come più spesso accade, accumulato in maggior quantità verso l'estremità superiore, e siccome anche il protoplasma si colora alquanto, così

l'estremo superiore della cellula è nella maggior parte dei casi più intensamente colorato che il restante (tav. 3 fig. 66). In questo stadio le cellule hanno tutte quasi la stessa altezza o per lo meno le loro pareti superiori sono su una stessa linea ed anche i nuclei, che generalmente si trovano nel terzo inferiore del corpo cellulare, sono posti tutti su una stessa linea nelle diverse cellule.

In seguito però col prendere parte attiva alla secrezione del succo gastrico da esse elaborato, perdono quella regolarità che mantenevano in uno stato più giovanile. L'estremità libera superiore protuberando non rimane più nella stessa linea di quella delle cellule vicine. Infine forse a causa dell' accumularsi del succo gastrico alla parete superiore, forse per lo strofinio prodotto dalle materie alimentari, od anche per entrambe le cause, la parete esterna si stacca e la cellula mostra in corrispondenza di essa una boccuccia che fa comunicare la sua cavità interna coll' esterno (tav. 3 fig. 70). In queste cellule aperte vanno spesso a fissarsi col loro estremo cefalico, molte piccole Gregarine che si sviluppano nel mesenteron. Anche i nuclei di queste cellule modificate perdono quella regolare disposizione che prima avevano, alcuni fra essi si portano più in alto, altri più in basso, e perdono la forma regolare che avevano prima, il loro contenuto è diverso da quello che avevano nelle cellule più giovani: infatti si colorano meno intensamente e mostrano dei granuli piuttosto grossetti e poco colorabili.

In una fase ulteriore le cellule mostrano l'intiero corpo poverissimo di protoplasma fuori però che alla loro estremità superiore dove si trova ancora un poco di succo colorabile; il nucleo si mostra ancora più regredito e somiglia ad una vescicola incolora, affatto vuota o con alcune grosse granulazioni che non si coloriscono; talvolta in esso comparisce un cristalloide speciale. Il nucleo così degenerato può serbare ancora il suo contorno perfettamente rotondo, ma spesso si trova anche irregolarmente sinuoso e raggrinzato (tav. 3 fig. 69).

Finalmente coll' ultima trasformazione, queste cellule si mostrano internamente affatto vuote, ed il nucleo non si rivela più se non per il suo contorno. In questo stadio le cellule si rompono al più piccolo urto e rimane allora attaccata alla parete la sola parte basilare della cellula col nucleo. In queste trasformazioni, non solo il protoplasma subisce uno stato regressivo, ma pure le pareti laterali delle cellule le quali spesso si fondono tra loro.

Cellule di matrice. Che questi fenomeni or ora descritti

siano completamente normali, è provato anche dai mutamenti che subisce l'epitelio di matrice. Al contrario di quanto avviene nelle altre due parti dell' intestino, l'epitelio del mesenteron è formato da due strati sovrapposti, l'uno superiore assai sviluppato, funzionante, l'altro inferiore, basamentale o di matrice, molto ridotto rispetto al primo. Quando le cellule sovrastanti sono ben vigorose e nella piena attività del loro periodo funzionale, allora le cellule dell' epitelio di matrice sono piccolissime, si distinguono appena come piccoli nuclei posti al disopra del connettivo. Cominciando lo stato regressivo delle cellule superiori, quelle di matrice si accrescono ed il loro corpo cellulare, che prima non si distingueva, si fa più visibile e si presentano allora come tante piccole cellule cubiche o sferiche adiacenti l'una all' altra (tav. 3 fig. 67). Infine verso gli ultimi stadi di regressione delle cellule superiori, le matrici sono ancora più grosse, hanno un' altezza piuttosto considerevole e diventano cilindriche; i loro nuclei si vedono sempre, come nelle cellule giovani ed in piena vitalità, ripieni di un materiale granuloso che si colora fortemente (tav. 3 fig. 66).

Cellule mucose. La funzione delle cellule dell' intestino non si limita solamente a formare del succo gastrico; viene anche segregata una gran quantità di muco, ed è tanta che tutto il materiale contenuto nel mesenteron è intieramente avvolto da tale sostanza, sì che anche aprendo il mesenteron si trova conformato a cilindro serbando la forma del lume interno di quest' organo, cilindro che resiste anche un poco all' azione dissolvente dell' acqua.

Sebbene non se ne abbia la prova diretta, pure, dopo la descrizione di Leydig, tutti gli autori hanno ammesso che le cellule segreganti muco siano elementi claviformi, rigonfiati verso l'estremità superiore, nella quale possono contenere anche uno o più nuclei, benchè questi possano anche mancarvi. Questi elementi si trovano sparsi fra le cellule cilindriche ed, a seconda degli esemplari ed anche del tempo in cui vengono esaminati, si trovano più in questa che in quella parte ed in numero maggiore o minore. Essi dapprima molto piccoli si accrescono poi in altezza, raggiungono quella delle cellule gastriche, le passano al livello superiore e quindi la parte rigonfiata si stacca dalla basilare. Il distacco avviene per un assottigliamento graduale del peduncolo che tiene unita la parte inferiore alla superiore; il peduncolo si fa sempre più fino, finchè la parte ingrossata che ha la forma di una pera si stacca; una volta libera nella cavità intestinale diventa sferica e finalmente la membrana si scioglie e il contenuto si sparge

(tav. 2 fig. 66 e 76). Io non so se a questi elementi si possano riportare anche altri che si trovano tra le cellule dell' epitelio cilindrico, di forma sferica e che sembrano poi che siano espulse. Questi ultimi che si possono riportare a quella varietà denominata dal List[1] »cellule di Leydig« nascono nell' *Anomala* dalle cellule di matrice, si ingrossano molto più delle altre, assumono una forma sferica, si distaccano dal luogo ove sono state prodotte, ed insinuandosi fra le cellule adulte dell' epitelio del mesenteron, vanno alla superficie e poi sono espulse (tav. 3 fig. 69). Esse dapprima contengono un nucleo a contenuto granuloso, che in seguito si modifica e mostra solo verso la periferia tre o quattro nucleoli di grandezza differente e molto intensamente colorati. Talvolta i nucleoli sono ridotti ad uno, e può accadere che attorno ad esso cristallizzi una sostanza che probabilmente è di natura protoplasmatica. Anche questi elementi ora contengono un nucleo, ora non ne contengono affatto, e nell' *Oryctes* in un esemplare li ho trovati assai abbondanti tra le cellule cilindriche del solco ventrale mediano, ove sembravano molto più abbondanti, là ove l'epitelio si trova sopra i fasci muscolari o al fondo delle invaginazioni, che nelle pareti laterali. Nell' epitelio dei rialzi del solco non se ne trovava traccia alcuna (tav. 3 fig. 65).

Follicoli gastrici. Si è già accennato, trattando dello strato connettivale interno, alle cripte glandolari o follicoli gastrici del Sirodot. Essi nelle sezioni trasversali appaiono come nidamenti di maggiore o minore dimensione di cellule piuttosto piccole rispetto alle cilindriche (tav. 3 fig. 65), ma generalmente maggiori di quelle della matrice, ed accumulati in punti sparsi irregolarmente lungo tutta l'estensione del mesenteron. Talvolta, come avviene in qualche parte dell' *Anomala*, sono completamente ricoperti dal notevole sviluppo delle cellule cilindriche sopragiacenti; altra volta invece stanno in comunicazione diretta colla cavità del mesenteron, perchè le cellule dell'epitelio funzionante non sono disposte in uno strato continuo, tutte di cellule della stessa altezza, ma formano dei villi nei quali le cellule più alte sono le centrali e le meno alte sono poste più in basso e nel limite inferiore, tra un villo e l'altro, vi è un follicolo. Lo sviluppo delle cellule follicolari varia anche; alcune volte possono essere assai piccole, altre volte sono di maggior dimensione.

Contenuto delle cellule epiteliali. Fra il contenuto delle

[1] Über Becherzellen und Leydig'sche Zellen (Schleimzellen). in: Arch. Mikr. Anat. 26. Bd. 1886. p. 543. Taf. 22.

cellule epiteliali del mesenteron di *Oryctes* e *Phyllognathus* devo segnalare ammassi rotondeggianti di corpuscoli che rifrangono molto la luce, che sono incolori, non prendono il carminio, ma coll'acido picrico si tingono in giallo e che trovansi accumulati specialmente nelle cellule dei cechi della fila anteriore ed in quelle della parete del primo segmento. I singoli corpuscoli hanno una forma rotonda, altra volta quadrata od anche esagonale e mostrano un doppio contorno più chiaro all' esterno più scuro nell' interno; questi corpuscoli possono essere od assai piccoli e tutti eguali fra loro, o piuttosto grossetti e mescolati con i piccoli, oppure si possono trovare anche piccoli ammassi di corpuscoli piuttosto grossi. Essi sembrano esser tenuti insieme da una sostanza cementante, perchè anche nelle preparazioni a fresco, ove per rottura delle cellule trovavansi liberi, si vedevano sempre conservare la loro forma. Sono espulsi dalle cellule e mescolati al succo intestinale, ove si riducono in piccolissime particelle, ed io ho visto che le estremità delle cellule, ove sono contenuti si staccano dalla cellula madre e poi vanno nel lume intestinale (tav. 3 fig. 75); là per rottura della membrana che li avvolge rimangono liberi e si mescolano col contenuto dell' intestino. Io credo che a queste formazioni si possano riferire quelle concrezioni di cui parla Wertheimer e che egli con dubbio crede che possano essere fermenti figurati. Non ho ragione nè per sostenere nè per rigettare tale interpretazione; solo io credo che queste materie siano necessarie alla digestione. Si trovano corpuscoli simili anche nell' *Anomala* e *Tropinota*, ma sono più piccoli di quelli dell' *Oryctes* e stanno piuttosto sparsi in tutto il mesenteron invece che nel primo segmento e nei cechi della prima fila come avviene in questa specie.

Contenuto dei nuclei. — Cristalloidi. Le cellule epiteliali, e specialmente quelle dei rialzi ventrali del mesenteron di *Oryctes* e *Phyllognathus*, presentano alcune volte i loro nuclei sprovvisti di sostanza cromatica, assai dilatati, con un plasma granuloso che col carminio poco si tinge, e nello stesso tempo ogni nucleo contiene un elemento figurato di forma alquanto irregolare, che può essere classificato fra quelle formazioni di sostanze organiche, denominate comunemente cristalloidi (tav. 3 fig. 71).

Questi, da quanto finora risulta dalle mie ricerche, sono principalmente nei nuclei delle cellule dei rialzi ventrali dell' epitelio, non nelle cellule del solco ventrale e talvolta trovansi in quella parte dell' epitelio adiacente ai rialzi ventrali della parte esterna del solco.

La forma del cristalloide è generalmente rotonda, appiattita da due lati, sicchè può rassomigliarsi ad una piastrina; generalmente presenta un foro di variabile diametro nel centro (tav. 3 fig. 72 e 73). Ha colore bianco giallastro e rifrange la luce assai fortemente, sicchè a prima vista può sembrare una gocciolina di grasso. Però la forma tondeggiante non è costante, giacchè spesso i contorni sono più o meno lobati, anzi alcune volte vi sono quattro lobi disposti regolarmente, che formano una specie di croce, altre volte invece si ha una forma bilobata, e siccome i due lobi possono essere uguali e ciascuno può avere un foro nel centro, così ne risulta la figura di un otto. In altri casi ha forma ellissoidale, in altri di una morula e talvolta si presenta a contorni assai irregolari.

Per comprender bene la natura di questi cristalloidi, farò intanto notare che si trovano solo nelle cellule molto sviluppate dell' epitelio intestinale, giammai li ho riscontrati nei nuclei di quelle cellule sottostanti all' epitelio sviluppato e che funzionano da matrice; cioè in altre parole il cristalloide si trova soltanto nelle cellule già vecchie, mai in quelle giovani ancora in periodo di accrescimento.

Ho tentato di determinare la costituzione di tali formazioni una serie di reazioni chimiche fatte sull' epitelio fresco posto sopra il vetrino portaoggetti insieme ad in po' d'acqua, e mi sono servito dei reagenti più comuni che si impiegano nella tecnica microscopica.

Reazioni chimiche dei cristalloidi del nucleo. Riporto i risultati ottenuti dalle reazioni sui cristalloidi i *Oryctes* e *Phyllognathus*.

Acido cloridrico[1]. Prova 1ª. I cristalloidi provenivano dall' intestino di un individuo preso da un giorno. L'acido quando è giunto in contatto con essi li scioglie lentamente ed è necessaria una forte quantità di acido per effettuarne la soluzione. Si precipita dapprima il contenuto della cellula e del nucleo e quindi avviene la soluzione del cristalloide.

Prova 2ª. I cristalloidi furono presi dall' intestino di un altro individuo in condizioni uguali a quelli della prova 1ª. Si ebbe lo stesso risultato, cioè la soluzione lenta.

Prova 3ª. I cristalloidi provenivano dall' intestino dello stesso individuo della prova 2ª. Il risultato fu identico a quello delle altre due.

Acido solforico. Prova 1ª. Cristalloidi grossi. Soluzione veloce, non appena il reagente giunge con essi in contatto.

Prova 2ª. Cristalloidi provenienti dall' intestino di un piccolo individuo

[1] Una soluzione assai diluita di quest' acido, come quella che si usa per scolorare i preparati tinti con carminio boracico, lascia affatto inalterati questi cristalloidi.

di lunghezza cm 3.35 tenuto a digiuno per circa 15 giorni. La larva si trovava priva o quasi di tessuto adiposo. Il reagente, non appena giunge in contatto coi cristalloidi, li scioglie. Alcuni di essi sono sciolti piuttosto lentamente e perdono prima la loro opacità e dopo un certo tempo non si vedono più.

Prova 3ª. Cristalloidi provenienti da un individuo diverso di quello della prova precedente e di corporatura più grossa. Anche esso era stato tenuto per 15 giorni a digiuno e lo stomaco si trovava pieno di terra. L'acido, non appena giunge in contatto coi cristalloidi, li scioglie.

Prova 4ª. Cristalloidi provenienti da un altro individuo e molto più grossi di quelli delle prove precedenti; sono prontamente sciolti dall' acido.

Acido nitrico. Prova 1ª. Solubilità istantanea dei cristalloidi, quando il reagente è giunto in contatto con essi. I nuclei sono deformati da questo reagente ed in essi formasi un precipitato. Gli individui di questa e delle prove seguenti erano stati presi e tenuti senza cibo da 15 giorni.

Prova 2ª. Cristalloidi assai più grandi di quelli della prova precedente. Solubilità istantanea.

Prova 3ª. Cristalloidi assai maggiori di quelli delle prove precedenti. Identico risultato.

Altre tre prove dettero risultati identici alle precedenti.

Acido cromico (in soluzione dell' 1%). Prova 1ª. Larva piccola lunga cm 3.20 presa da due giorni. Il tessato adiposo era poco abbondante. I cristalloidi si trovavano grandi e molto numerosi. L'acido non li scioglie.

Prova 2ª. Cristalloidi grossi provenienti dall' intestino dello stesso individuo della prova precedente. Il risultato è stato identico a quello della prova 1ª.

Prova 3ª. I cristalloidi non si sciolgono, quando vengono in contatto coll'acido. Dopo due giorni che i nuclei sono tenuti nell' acido si trovano i cristalloidi colorati in giallo nerastro ma punto alterati nella forma.

Prova 4ª. Cristalloidi grossi tolti dall' intestino di un individuo preso da quattro giorni. A contatto coll' acido si fanno giallastri; dopo alcuni giorni sono di un colore bruno giallastro ma conservano la forma primitiva inalterata.

Acido iperosmico (in soluzione all' 1%). Prova 1ª. Cristalloidi grossi presi da un individuo bene sviluppato lungo cm 4.70. Non vengono sciolti, ma si tingono in bruno giallastro come le goccioline di grasso che trovansi sparse nella preparazione.

Prova 2ª. Altri cristalloidi dello stesso individuo vengono posti nella soluzione dell' acido. Sono tinti in bruno giallastro. Dopo 48 ore si presentavano più colorati ma la forma rimaneva inalterata.

Acido formico (di peso specifico 1.20). Prova 1ª. Cristalloidi provenienti da un individuo lungo cm 4.35. La solubilità è istantanea.

Prova 2ª. Cristalloidi piccoli. Soluzione istantanea, quando il reattivo giunge in contatto con essi.

Prova 3ª. Cristalloidi di media grossezza. L'effetto dell' acido si fa sentire prima sul protoplasma della cellula producendovi un precipitato e poi si ha la soluzione del cristalloide.

Acido acetico. Prova 1ª. Cristalloidi molto grossi provenienti dall' intestino di una larva lunga cm 4.50. Si ha una soluzione lenta, quando il reattivo giunge in contatto.

Prova 2ª. Altri cristalloidi del medesimo individuo della prova precedente.

La soluzione avviene assai lentamente e l'effetto dell' acido si fa sentire prima per un certo tempo sul protoplasma cellulare e nucleare e quindi avviene la soluzione del cristalloide.

Prova 3ª. Cristalloidi di grossezza media provenienti da un individuo lungo 5 cm. In contatto coll' acido si sciolgono prontamente.

Altre tre prove fatte collo stesso reagente dettero lo stesso risultato.

Acido ossalico. Tre prove fatte con una soluzione al 0.5% dettero un risultato negativo, anche dopo che i cristalloidi furono tenuti per 19 ore nel reagente. Le quattro prove seguenti sono fatte colla soluzione satura.

Prova 1ª. Cristalloidi piccoli. Si sciolgono lentamente.

Prova 2ª. Cristalloidi provenienti da un individuo preso da quattro giorni. La soluzione è stata rapida.

Prova 3ª. Cristalloidi grossi. Sono sciolti rapidamente dal reattivo.

Prova 4. Risultato identico alle precedenti prove.

Acido picrico sciolto in alcool assoluto in soluzione satura. Non si sciolgono.

Potassa caustica (soluzione al 10%). Prova 1ª. Cristalloidi grossi che si sciolgono rapidamente.

Prova 2ª. Cristalloidi di media grossezza. Soluzione istantanea.

Prova 3ª. Risultato identico a quello delle prove precedenti.

Soda caustica (soluzione al 10%). Prova 1ª. Cristalloidi piccoli provenienti da un individuo preso da quattro giorni. Soluzione rapida.

Prova 2ª. Cristalloidi grossi provenienti da un individuo allora preso. Soluzione lenta.

Prova 3ª. Cristalloidi provenienti dallo stesso individuo della prova 2ª. Soluzione lenta.

Ammoniaca. Prova 1ª. Cristalloidi provenienti da un individuo lungo cm 4. Si sciolgono assai lentamente, quando il reattivo giunge a contatto con essi.

Prova 2ª. Cristalloidi grossi che si sciolgono assai lentamente, quando il liquido ammoniacale giunge a contatto con essi.

Prova 3ª. Cristalloidi di media grossezza. Soluzione lenta, quando il reattivo giunge a contatto con essi.

Carbonato di soda (soluzione al 10%). I cristalloidi non si sciolgono in questo reattivo neppure dopo 16 ore che vi sono stati immersi.

Acetato di potassa. I cristalloidi non si sciolgono neppure dopo una azione prolungata di 11 ore.

Il cloroformio non scioglie i cristalloidi nè quando sono nelle cellule viventi, nè quando il tessuto è stato fissato con sublimato. Due prove eseguite sulla sostanza vivente in cui fu fatto agire il cloroformio, una volta includendo le cellule in questo liquido, un' altra volta mettendo il cloroformio nella sostanza già inclusa in acqua, dettero un risultato negativo.

L'alcool a vari gradi di idratazione, nonchè l'anidro ha come il cloroformio una azione affatto negativa, anche fatto agire per varî giorni.

Anche l'acqua distillata, tenuta ad agire per circa 24 ore, li ha lasciati inalterati.

Il calore fino a 60°, come anche l'azione della paraffina, hanno avuto un identico effetto negativo.

Lo iodio fatto agire sulla sostanza vivente, mentre colorava punto o poco la sostanza protoplasmatica delle cellule e dei nuclei, colorava intensamente i cristalloidi in giallo bruno.

Questi cristalloidi sono formati a spese della sostanza nucleare, giacchè coll' azione dell' acqua e dello iodio sulla sostanza vivente si vede che essi sono in dipendenza del contenuto del nucleo.

Trattati colle sostanze coloranti, come ad esempio il carminio boracico, prendono pochissimo o punto colore.

Se si paragona il modo di comportarsi di questi cristalloidi coi vari reagenti con quello dei cristalloidi esagonali trovati da Frenzel nel mesenteron della larva del *Tenebrio molitor*[1], si troverà che essi hanno un' analogia indiscutibile fra loro. Del resto egli accenna in una nota che cristalloidi simili aveva ritrovato anche nelle larve di Lamellicorni (Engerlinge)[2] e le mie ricerche confermano la sua osservazione.

Dal complesso delle reazioni si può escludere assolutamente che si tratti di un corpo grasso che possa avere assunta una forma cristallina: è quindi probabile che possa essere sostanza protoplasmatica. Riesce difficile di ammettere che questo corpuscolo serva in qualsiasi modo ai processi digestivi, giacchè altrimenti esso non andrebbe a formarsi nel nucleo, ma bensì nella cellula, la quale come abbiamo visto, espelle talvolta una parte di se stessa sotto forma di un globulo. Trovandosi questi cristalloidi nelle cellule quasi affatto vuote di sostanza protoplasmatica io penso che debbasi dare ad essi il significato di una forma speciale di degenerazione della sostanza nucleare.

Rinnovamento dell' epitelio. Un modo molto caratteristico di rinnovamento dell' epitelio, l'ho trovato bene sviluppato nel mesenteron di *Tropinota* ed accennato un poco anche in quello di *Phyllognathus;* esso consiste nella espulsione di un gruppo di maggiore o minor dimensione di cellule del mesenteron operata non dalle

[1] Per potere istituire il confronto, ho adoperato gli stessi reagenti usati nelle ricerche microchimiche dal Frenzel. Ved: Über Bau und Thätigkeit des Verdauungscanals der Larve des *Tenebrio molitor.* in: Berlin. Ent. Zeit. 26. Bd. 1882 pag. 267—313. Taf. 5.

[2] l. c. pag. 276.

cellule matrici sottostanti ma dalle circonvicine. L'espulsione avviene nel modo seguente: il gruppo di cellule che deve essere espulso comincia dapprima a distaccarsi come un pezzo solo dalla sua parte basilare: in seguito viene sollevato al difuori e successivamente si stacca dal resto dell' epitelio e va a mescolarsi al contenuto intestinale. Di simili gruppi di cellule ne ho trovati parecchi, quali più, quali meno distaccati, e man mano che l'allontanamento procede i singoli elementi vieppiù si decompongono. In un mesenteron di *Tropinota*, che forse si trovava nello stadio di muta, perchè completamente privo di alimento, ma solo ripieno di un liquido albuminoso, ho rinvenuto nell'interna cavità del mesenteron una intiera falda con tunica muscolare, connettivale ed epiteliare di mesenteron, che sembrava un avanzo di un mesenteron primitivo e che certo non era affatto in relazione colla parete attuale del mesenteron della larva. Questo fatto conduce a pensare che nei periodi di muta, non solo si cambi il tegumento esterno delle larve, ma che forse si rinnovelli anche l'intiero mesenteron[1].

In ogni modo i lembi di epitelio una volta espulsi sono sostituiti dall' accrescimento delle cellule adulte adiacenti e non dalle cellule di matrice, perchè queste quando si vede il lembo distaccato per essere espulso, non mostrano di essere in via di accrescimento per sostituire quelle che sono già staccate.

Nell' *Oryctes* e nell' *Anomala* invece il rinnovamento avviene per il consumo dell' epitelio soprastante e per il contemporaneo accrescimento delle cellule di matrice. Il vecchio epitelio si distacca e dapprima è la parte superiore della cellula fino al nucleo che subisce la decomposizione, in seguito è il nucleo colla porzione basilare delle cellule primitive che viene portata via; ma questa ultima porzione rimane sempre per lungo tempo e forse funziona da strato protettivo alle cellule giovani sottostanti durante il loro accrescimento, le quali sarebbero danneggiate dall' immediato contatto colle materie alimentari.

Succo gastrico. Le mie ricerche sulla natura del succo intestinale di queste larve hanno, confermato pienamente quanto fin

---

[1] Questo fatto si accorderebbe in parte con quanto accade per lo stesso organo durante i mutamenti che avvengono nello stadio di crisalide. Ved. a questo riguardo D. Casagrande, Sulle trasformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidotteri etc. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 19. 1888 pag. 323—332 tav. 8—10.

dal 1877 aveva stabilito il PLATEAU[1], cioè che la reazione del succo gastrico della larva di *Oryctes nasicornis*, come quella degli altri Lamellicorni fitofagi, è alcalina. Ho ripetuto colla carta di tornasole le esperienze da lui eseguite, tanto sul contenuto intestinale, quanto sulla parete epiteliale lavata rapidamente con acqua distillata, e sempre ho ottenuto una franca reazione alcalina.

Una osservazione biologica mi permette altresì di supporre che la natura del succo dei cechi della fila anteriore e quella del primo segmento del mesenteron nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* sia alquanto diversa da quella del resto del mesenteron.

Come è noto, vivono nel tubo digerente delle larve dei Lamellicorni molte specie di Gregarine, le quali però non si trovano indeterminatamente nelle varie parti dell' intestino, ma per quante larve io abbia aperte non ho potuto riscontrarle che nel mesenteron. Ebbene una specie di Gregarina, che io non so se ancora sia stata descritta, la cui lunghezza può raggiungere ed anche sorpassare un centimetro e che vive nel mesenteron dell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, si trova costantemente nel primo segmento e mai negli altri. Forse la natura del succo, forse il suo grado di alcalinità, ivi maggiore, le permette di vivere soltanto in esso.

Altre specie di Gregarine che vivono nel mesenteron di *Anomala* e *Tropinota* si trovano invece quasi indifferentemente per tutta l'estensione del mesenteron. È da supporsi in questo secondo caso che queste altre specie siano meno sensibili alle diversità del succo, ovvero si ha da pensare che in queste due ultime larve le funzioni digestive siano meno specializzate che non nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* e diano un secreto analogo dappertutto? A tale questione non saprei dar risposta.

È certo però che le diverse specie di parassiti possono essere una guida abbastanza sicura a definire la natura del succo digestivo e le sue modificazioni lungo l'intestino. Dopo di aver tenuto a digiuno per circa trenta giorni una larva di *Phyllognathus*, il suo intestino era ripieno solamente di terra e siccome questa non modificava la natura del succo segregato dal mesenteron, così esso passava inalterato nel sacco. In questo trovai numerosissime Gregarine le quali normalmente non vi si rinvengono mai.

Aggiungo che la presenza quasi costante nel sacco di varie

---

[1] Note additionnelle sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 44. 1877. 27 pagg.

specie di Anguillulidae, che mancano costantemente nel mesenteron e nelle altre parti dell' intestino, permette di supporvi un contenuto diverso da quello delle altre parti. Infatti ivi l'alimento è già modificato dal succo gastrico e pronto ad essere assorbito e forse l'alcalinità assai franca del contenuto del mesenteron non permette alle Anguillule di viverci.

Ricerche antecedenti sul mesenteron.

Uno studio assai completo dell' istiologia e fisiologia del mesenteron di *Oryctes nasicornis* è stato fatto dal Sirodot; egli accennò alla mancanza di fibre muscolari nella tunica dei cechi della prima fila; volle stabilire una differenza tra le cellule dei cechi della prima fila e quelle della parete del mesenteron, facendo vedere come le prime contengono nel loro interno assai frequentemente delle goccioline di grasso, che mancano intieramente in quelle del resto del mesenteron. È probabile che egli abbia confuso con globuli di grasso quelle concrezioni che prima Wertheimer ha dimostrato, ed in seguito io ho potuto rivedere tanto nelle cellule dei cechi della prima fila, quanto in quelle del segmento anteriore del mesenteron della stessa specie. Infatti egli dice che »La graisse, lorsqu' elle existe, s'y trouve soit à l'état de gouttelettes, soit à l'état de concretions«.

Egli ha distinto nello stomaco due specie di glandole: quelle a pepsina costituite dai follicoli gastrici e quelle mucose che sono i tubi della prima fila; ma le prove chimiche da lui date per dimostrare sì l'una che l'altra secrezione mi sembrano insufficienti e d'altronde nel corso del presente lavoro si è visto che tutte le cellule della parete del mesenteron prendono parte alla secrezione.

Infine, basandosi sulla presenza del fosfato acido di soda in soluzione nel succo segregato dai cechi, egli venne alla conclusione che il succo gastrico della larva di *Oryctes nasicornis* doveva avere reazione acida; invece le esperienze di Plateau che io ho potuto confermare, dimostrano che la reazione di questo succo è francamente alcalina, come avviene in tutti gli insetti erbivori.

Simroth ha tentato di dare una descrizione della disposizione delle fibre muscolari del solco di *Osmoderma*, però senza riuscirvi totalmente, ed io credo, perchè egli voleva farne la ricostruzione solo coll' aiuto delle sezioni e dopo alcuni particolari dice: »Leider gelang es mir nicht, über ihren Bau völlig ins Klare zu kommen«. In generale la sua descrizione non si riferisce all' istiologia e per l'anatomia ammette che il solco normalmente sia chiuso dai suoi rialzi

che combaciano e non mostrasi aperto che alla sua parte anteriore e posteriore. Infine mostrasi incerto a determinare se il mesenteron abbia una cuticola interna chitinosa oppure di altra natura.

Dalla descrizione di Lidth de Jeude del mesenteron nulla apprendiamo che ci possa dare maggiori ragguagli sulla sua costituzione nelle tre larve da lui studiate; egli accenna solo alla presenza di cellule cilindriche con ciglia ed ai follicoli gastrici.

Teoria di Simroth e Lidth de Jeude. Tanto Simroth, quanto Lidth de Jeude hanno in questi ultimi tempi rimesso in campo, collo studio delle larve dei Lamellicorni fitofagi, l'antica teoria già sostenuta dallo Strauss Dürckheim[1] e dal Leydig[2], secondo la quale due dei vasi malpighiani avrebbero funzione epatica e due funzione renale. Questi autori, senza dare alcuna prova della secrezione biliare, hanno ammesso che i due vasi che sboccano adiacenti nella parte ventrale mediana siano quelli che emettono la bile, mentre quelli che sboccano lateralmente siano quelli che dànno una secrezione urinaria. E Simroth anzi aveva supposto che il solco ventrale mediano che si trova nella larva di *Osmoderma*, servisse a trasportare anteriormente il secreto dei due vasi malpighiani mediani, mentre poi il Lidth de Jeude, trovando che il mesenteron della larva di *Melolontha* non presentava traccia di solco ventrale, modificò, quanto aveva detto il Simroth ed ammise che il trasporto del succo biliare si facesse mercè le ciglia vibratili da cui sono ricoperte le cellule del mesenteron. La teoria era fondata sul fatto della disposizione interna del mesenteron là ove esso termina col proctodaeum, e precisamente nella parte ventrale del terzo segmento. In questa, nelle specie provviste di un solco ventrale, vi sono due rialzi più o meno grandi (tav. 3 fig. 79 e 81) i quali secondo questi autori dovevano servire a trasportare il succo dei due vasi ventrali di Malpighi nel secondo segmento. Ma esaminando la loro disposizione si vede che la teoria non è sostenibile, perchè il secondo segmento nella sua terminazione col terzo è rialzato e forma una specie di protuberanza che impedirebbe al succo di entrare nel solco ventrale. Considerando che anche il primo segmento nella sua terminazione verso il secondo mostra una disposizione anatomica caratteristica, nelle specie provviste di solco ventrale (tav. 3 fig. 80), io

---

[1] Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Strasbourg 1828. pag. 268—274.

[2] Zur Anatomie der Insecten. in: Arch. Anat. Phys. 1859. pag. 158—160.

penso che queste disposizioni del primo e del terzo segmento non siano altro che formazioni accessorie causate dalla differenziazione della parte ventrale del secondo segmento per la formazione del solco mediano ventrale.

Questa teoria se presentava qualche probabilità era, perchè si fondava sul fatto di una diversità di conformazione delle due paia di vasi malpighiani nell' insetto perfetto dei Lamellicorni, ma anche ivi fu dimostrato prima dal Sirodot e dal Kölliker[1], poi dal Plateau[2] ed infine dallo Schindler[3], che la diversità di struttura non portava di conseguenza diversità di secrezione e che tanto l'una forma di vasi, quanto l'altra mostravano nel loro interno prodotti di secrezione urinaria e non prodotti di secrezione biliare, e lo Schindler, nel suo lavoro generale sui vasi malpighiani degli insetti, provava come essi siano solamente organi urinarî.

Ma lasciando anche da parte queste considerazioni, nelle larve dei Lamellicorni tanto meno potevasi invocare la teoria di Dürckheim e di Leydig, in quanto che in esse non vi è quel dimorfismo che si nota nell' insetto adulto, dove due vasi sono perfettamente cilindrici e gli altri due sono variamente ramificati ad anse, mentre nelle larve tutti e quattro sono cilindrici e presentano lo stesso aspetto esterno e solamente diversificano un poco per la forma delle cellule.

Convinto da quanto unanimamente tanti istiologi hanno dimostrato colle prove chimiche (che sono le più sicure), ho considerato i vasi di Malpighi come organi urinarî e non ho creduto perciò di comprendere nel presente studio la loro costituzione e funzione.

Voglio soltanto far qui notare come i vasi malpighiani di queste larve, per il loro contenuto, costituiscano un' eccezione alla legge formulata dal Sirodot. Questo autore infatti stabiliva che la quantità di materie solide contenute nel lume dei vasi malpighiani è in ragione diretta sia delle abitudini sedentarie, sia della attività crepuscolare e notturna degli insetti perfetti e delle loro larve, facendo vedere come esse non si trovano, o sono assai rare, negli insetti ed diurni a movimenti assai vivaci, mentre sono abbondantissime negli insetti

---

[1] Zur feineren Anatomie der Insecten. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg 3. Bd. 1857. pag. 225.

[2] Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. in: Mém. Acad. Belg. Tome 41. 1874. 124 pgg. 3 Pl.

[3] Beiträge zur Kenntnis der Malpighi'schen Gefäße der Insecten. in: Zeit. Wiss. Z. 30. Bd. 1878. pag. 587—660. Taf. 38—40.

a movimenti lenti o nei notturni. Ed inoltre dimostrava che, obbligando un insetto assai attivo a restare immobile o quasi per parecchio tempo, i suoi vasi malpighiani si riempivano tosto di concrezioni solide di urati alcalini.

Partendo da questa legge si doveva supporre che le larve dei Lamellicorni fitofagi, delle cui abitudini sedentarie nessuno potrà dubitare, mostrassero nel loro interno una gran quantità di urati alcalini, come si trovano nei vasi dei loro insetti perfetti o di altre larve appartenenti a Lepidotteri. Io invece li ho trovati completamente vuoti di tali materie, non solo lungo il loro decorso, ma anche alla loro terminazione, ove in regola generale si trovano in maggior quantità che non nel resto accumulati i prodotti di secrezione dell'intiero vaso. Nè basta ciò; ma il loro trattamento a fresco con acido acetico o cloridico, che nell' insetto perfetto produce subito un precipitato abbondante di acido urico cristallizzato, non mi ha svelato in essi la presenza di acido urico.

Forse ciò dipende dalla grande strettezza del loro lume interno, giacchè anche il Sirodot non è stato abile ad ottenere dei depositi di acido urico dai vasi malpighiani dei grilli, anche dopo forzato riposo, ed anzi fa notare come anche i due vasi più stretti della *Melolontha* e dell' *Oryctes* non contengono che eccezionalmente dei depositi di urati. Ho voluto in ogni modo indicare questa eccezione per mostrare che la legge della presenza di urati ed altri prodotti di secrezione dei vasi di Malpighi non è forse così semplice come il Sirodot la formulava, ma deve essere in relazione con molte altre cause ancora non bene studiate.

Il Wertheimer ritiene che i cechi non diano una secrezione diversa da quella del resto del mesenteron, e mi sembra con ragione, perchè ancora nè le ricerche istiologiche, nè le fisiologiche ci autorizzano a supporre tale differenza. Egli ammette che l'epitelio sia formato da cellule claviformi ed oltre a queste ne descrive altre che secernono, emettendo le estremità rigonfie, che strozzandosi si distaccano dal restante della cellula e si mescolano col contenuto intestinale. Infine è di parere che le cellule del mesenteron siano ricoperte da ciglia.

Mi sembra però che egli si inganni, quando crede che quei grossi corpi di color giallo bruno con una membrana che li inviluppa, i quali si trovano nel contenuto intestinale, siano Alghe parassite: queste io non ho mai trovate, ma invece ho rinvenuto quasi costantemente delle Gregarine, e può essere che quelle spore che egli ha

rinvenute intatte nel proctodaeum siano le pseudonavicelle di queste, le quali, non intaccate dal succo intestinale, passano liberamente nel terreno ove forse si sviluppano. Certo si è che molti autori, anche antichi, hanno menzionato Gregarine viventi nel tubo digerente di queste larve, ma, a mia conoscenza, nessuno vi ha rinvenuto Alghe parassite. Le Gregarine grosse non sono aderenti al tessuto del mesenteron, ma vivono o dei succhi da esso segregati o di parte delle materie dalla larva ingerite; e le Gregarine giovani si intromettono colle loro estremità cefaliche nelle boccuccie delle cellule caliciformi dell'intestino di queste larve e si nutrono del loro contenuto.

Proctodaeum.

Metodi di preparazione. Dopo di avere tolto l'intiero intestino all' animale, lo tagliavo sul mesenteron un poco al disopra dell' inserzione dei vasi malpighiani; isolato in tal modo il proctodaeum dal resto, lo aprivo longitudinalmente per toglier via il contenuto specialmente dal sacco, dal retto e dalla parte imbutiforme del tenue. La parte cilindrica del tenue veniva lasciata intatta e lo stesso facevo per il retto, se non conteneva grossi accumuli di materie stercorali.

Il sacco contiene sempre una quantità enorme di materie alimentari vegetali, frammiste a molta terra e ad un certo numero di Anguillule parassite. Sarebbe impossibile o quasi di poter fare sezioni di questa parte dell' intestino, senza togliere via il contenuto e si rovinerebbe il rasoio del microtomo, senza ottenere buoni risultati.

Nè bastava soltanto aprire il sacco per farne uscire il contenuto; era anche necessario, per vedere bene la superficie della chitina e le produzioni varie di essa, pulirla con un piccolo pennello bagnato con acqua e strisciarlo su essa, finchè l'acqua che ne colava non si presentava limpida. Con questo metodo soltanto si può sperare di vedere la forma e la costituzione delle produzioni chitinose che vi sono elevate, giacchè altrimenti sembreranno grossi accumuli di materie alimentari. Il taglio longitudinale lo praticavo nella parte laterale, specialmente nel sacco, per lasciare intatta le superficie superiore ed inferiore, le quali sempre presentano particolarità degne di essere studiate. Le altre particolarità delle pareti laterali si potevano studiar bene dal lato non tagliato. Per la ricerca ho usato la colorazione mediante il carminio boracico, il picrocarminio e l'ematossilina, ed il metodo delle sezioni

in serie. Oltre a questo però mi sono servito, per conoscere bene la topografia, anche dei preparati in toto fatti distendendo su un portaoggetti un sacco o la metà di esso, antecedentemente ben pulito nell' interno col pennello. Ricoprivo quindi con un altro portaoggetti uguale la preparazione e legavo insieme i due portaoggetti. Il sacco in tal modo compresso era fissato, indurito e colorato coi metodi ordinarî. Per rendere trasparente il preparato e specialmente la chitina, prima di includerlo nel balsamo lo immergevo per 10 o 15 minuti in olio di garofano, che rende la chitina assai diafana.

Per il metodo delle sezioni tutti i colori sopra notati mi hanno dato buoni risultati. Ho ottenuto però doppie colorazioni assai buone, specialmente del retto, attenendomi alle seguenti norme. Dopo di avere colorato il proctodaeum col carminio boracico, mercè il metodo solito, quando il preparato era stato in alcool assoluto per 24 ore, lo passavo in una soluzione satura di acido picrico in alcool assoluto. In questo liquido lo tenevo per 10 minuti soltanto e quindi lo passavo di nuovo in alcool assoluto per togliervi l'eccesso di acido picrico e ve lo tenevo due ore circa; lo immergevo finalmente in cloroformio per includerlo nella paraffina e tagliarlo. La doppia colorazione ottenuta con questo metodo è assai migliore di quella che si ha dalla colorazione col semplice picrocarminio.

Per poter bene studiare la costituzione dello strato di chitina che ricopre tutto il proctodaeum mi sono servito del metodo della isolazione di questa membrana.

Ho preferito sempre, per ottenere una buona preparazione in un tempo relativamente breve, di porre in una soluzione di potassa caustica al 40 % in acqua distillata il proctodaeum fresco. Dopo 24 ore l'azione della potassa su tutti i tessuti è completa, essi sono totalmente sciolti e non rimane che l'intima chitinosa insolubile. La membrana viene poscia tolta dalla soluzione di potassa e lavata bene in acqua; per toglierle l'alcalinità la pongo per altre 24 ore in acqua acidulata con acido cloridrico; dopo si lava nuovamente con acqua distillata e si pone prima in alcool, e quindi in cloroformio, a temperatura di 30 o 35 gradi, per togliere quei resti di materie grasse che potessero essere sfuggiti all' azione della potassa.

Dal cloroformio si pone nuovamente in alcool a 90 e dopo che vi è stata qualche ora si toglie dall' alcool e si mette per circa due ore nel colore, carminio boracico od ematossilina, si riporta nuovamente in alcool, e si può includere distendendola con precauzione sul portaoggetti in balsamo del Canadà od in glicerina.

Quando si include in balsamo è necessario non farvi agire per molto tempo l'olio di garofano, che ha un' azione assai energica nel diafanizzare la chitina. Una membrana chitinosa del proctodaeum non preventivamente colorata, se si pone in olio di garofano e quindi in balsamo, diventa completamente invisibile. Come agente colorante della chitina si può usare anche con vantaggio l'acido picrico.

Si può peraltro domandare per quale causa la membrana di chitina ritiene i colori. La causa è la seguente: la membrana di chitina dell' intestino consta generalmente di due strati, uno superficiale di piccolo spessore, l'altro profondo di spessore assai maggiore. Entrambi questi strati resistono bene all' azione della potassa e rimangono aderenti l'uno sull' altro. Ma lo strato superficiale specialmente del sacco consta di chitina forse modificata o degenerata, spesso frammista a piccole particelle di materia organica vegetale resistente anch' essa all' azione della potassa (la cellulosa), ed è specialmente su questo strato che si esercita l'azione della materia colorante. Ho potuto constatare infatti che se con un raschiamento forte si toglie questo strato esterno, il sottostante si mostra quasi incoloro, mentre gli avanzi dello strato superiore sono colorati piuttosto fortemente, ed è anche per questa ragione che là ove esistono le areole assorbenti, esse si colorano più intensamente delle altre parti della superficie chitinosa. La materia colorante agisce su quelle piccole particelle di materia organica rimaste nei poricanali, sfuggite all' azione della potassa, e che quando sono state messe in contatto del liquido colorante, hanno assorbito il colore.

Tenue.

Costituzione istiologica. Il tenue per la forma sua può considerarsi costituito da due parti distinte: una anteriore conica, colla base volta anteriormente e coll' apice posteriormente, l'altra posteriore che fa seguito alla prima, cilindrica in tutto il suo percorso. La prima alla base ha un diametro assai notevole, essendo della stessa larghezza della parte terminale del mesenteron, ma poi va man mano assottigliandosi, fino a ridursi all' apice ad $^1/_4$ o ad $^1/_5$ del diametro primitivo, e da questo punto, ove comincia la seconda parte, si mantiene di diametro uniforme fino allo sbocco nel sacco. La lunghezza di queste due parti sembra essere molto differente nelle varie specie: così nell'*Oryctes* e *Phyllognathus* la parte cilindrica ha una lunghezza due o tre volte maggiore della parte conica, mentre nell' *Anomala* e *Tropinota* le due parti sono di uguale lunghezza, o

la parte cilindrica supera di poco la conica. La superficie esterna tanto della parte cilindrica, quanto della conica è liscia. La linea di separazione del tenue dal mesenteron non circoscrive un piano perpendicolare all' asse longitudinale del corpo, ma obliquo; la parte inferiore è sempre più prolungata anteriormente della superiore.

Il limite del mesenteron col proctodaeum, al pari di quello dello stomodaeum, è netto; non si ha alcuna continuità istiologica fra i varî strati dell' uno con quelli dell' altro, ma invece semplice adiacenza. Il proctodaeum sulla linea di terminazione, forma internamente un rialzo, alquanto rientrante nel lume interno del canale.

Il rialzo (tav. 3 fig. 77) che il proctodaeum forma tutto allo intorno del suo limite anteriore, è costituito da forti muscoli circolari sui quali poggia un epitelio formato da cellule allungate e ristrette, portanti il nucleo in porzioni determinate. Gli elementi che sono più vicini al mesenteron sono piuttosto bassi ed hanno il nucleo alla loro base. In seguito la lunghezza degli elementi si accresce ed il nucleo è situato verso la metà della cellula; nella parte inferiore del rialzo le cellule sono di altezza media e portano il nucleo all' apice.

Fino dal principio le cellule del proctodaeum sono caratterizzate per essere ricoperte da una membrana di chitina. Questa dapprima è poco spessa, ma poi aumenta sempre più in altezza. Inoltre in alcune parti porta anche produzioni spiniformi generalmente piccole. Nella parte del rialzo che guarda il mesenteron la chitina è ricoperta poco o punto da denti, mentre nella parte opposta è fortemente dentata, ed i denti sono rivolti dall' innanzi all' indietro in modo da impedire al cibo, una volta entrato nel tenue, di ritornare nel mesenteron. I denti del rialzo differiscono da quelli che si trovano nella porzione restante del tenue, perchè sono più grossi ed hanno una forma diversa. Sono costituiti da una porzione basilare a forma di bottone, poco alta, ma piuttosto larga, sulla quale si erge una spina piuttosto fina e lunga, che talora non è semplice ma presenta una o due ramificazioni alla base. La parte basilare della spina è giallo bruna e l'apicale incolora come il resto della chitina.

Lo strato chitinoso di tutto il rialzo non ha contorno uniforme, ma è variamente lobato, ed i lobi sono molto più prominenti nella parte posteriore che nella anteriore; essi sono prodotti dalle villosità, formate dall' epitelio in tutta la parte rimanente del tenue.

Le cellule matrici non hanno la parte basilare ben definita, ma si perdono in uno strato sottostante omogeneo comune, che talvolta

si colora, altre volte no. Al disotto di questo, notasi uno scarso connettivo fibrillare, che separa la parte basilare delle cellule dai muscoli. Questi sono costituiti da fibre assai più grosse di quelle del mesenteron e non sono disposti in un solo strato, ma se ne possono contare circa dieci a dodici in strati concentrici. Esternamente infine trovasi uno strato di fibre longitudinali grosse e molto vicine le une alle altre, ricoperte da un leggiero strato connettivale.

Il rialzo terminale si può considerare come formato da un ripiegamento verso l'interno della parte apicale del tenue.

La costituzione istiologica della parte restante del tenue è quasi dappertutto uniforme. Le cellule dello strato epiteliare non sono più allungate, ma si mostrano cubiche o un poco cilindriche; sono di grandezza media, hanno i nuclei assai grossi, occupanti quasi tutto il volume dell' elemento. Questi nuclei poco si colorano, ed i loro filamenti di cromatina sono poco abbondanti.

Lo strato di chitina sopragiacente ha un' altezza eguale circa a quella delle cellule matrici; non è molto omogeneo, anzi si mostra striato nel senso radiale. La superficie della chitina è ricoperta da piccole spine coniche, di color giallo brunastro che spiccano sulla superficie della membrana chitinosa, che è incolora e trasparente, sono semplici, non provviste di porzione basilare ingrossata e più piccole di quelle del rialzo terminale.

L'epitelio coll' intima chitinosa formano molti ripiegamenti poco alti, che si dirigono verso il lume interno del canale del tenue.

Al disotto dell' epitelio si trova uno strato poco abbondante di materia omogenea e sotto questa le fibre muscolari. Queste, benchè così forti come nel rialzo terminale, non formano tanti strati concentrici come in quello: si possono contare solo da due a quattro fibre disposte in istrati concentrici: però siccome non serbano una direzione costante, ma spesso vanno obliquamente, così nelle sezioni trasverse sembra di vedere fibre longitudinali e trasverse alternate. Esternamente si notano sempre le fibre longitudinali.

Col restringersi del lume del tenue, andando cioè verso la parte cilindrica, la struttura istiologica rimane invariata, ma si nota che i villi, benchè diminuiti di numero, pure sono aumentati in altezza, quasi fino a toccarsi verso il centro, e che inoltre sembrano ramificati; le spine vanno man mano diradandosi fino a scomparire al termine della parte conica; i muscoli longitudinali si fanno sempre più sottili.

Nella parte cilindrica (tav. 3 fig. 78) mancano le spine della

chitina, i villi si conservano sempre molto alti, i muscoli mantengono la loro direzione variamente obliqua, però si notano appena una o due fibre trasverse concentriche, e tra lo strato muscolare e l'epitelio, specialmente al disotto dello spazio lasciato libero dai villi, si trova assai spesso un plasma omogeneo abbondante.

È da notare come caratteristica differenziale fra i muscoli trasversi del mesenteron e quelli del tenue, che quelli di quest' ultimo sono assai grossi e si ramificano e che in tutto il loro decorso hanno direzioni variamente oblique.

La descrizione qui data vale per il tenue dell' *Oryctes*, *Phyllognathus* e *Tropinota*.

Nell' *Anomala* si notano le seguenti caratteristiche differenziali: le spine del rialzo terminale sono assai meno prominenti e nel resto della parte conica sono così ridotte da sembrare semplici dentellature della superficie chitinosa, non sono sparse irregolarmente ma si trovano piuttosto ravvicinate e disposte in tante piccole linee ove stanno ordinariamente sette od otto. Nel plasma sottostante ai villi, che in questa specie è assai abbondante, notansi cellule migranti e granulazioni diverse. Nel tratto inferiore lo spessore della chitina diminuisce, il volume delle cellule aumenta. Inoltre nella parte inferiore della porzione cilindrica si vedono di tratto in tratto delle fibre muscolari longitudinali ramificarsi ed andarsi a terminare o nel plasma sottostante ai villi, o sotto l'epitelio stesso in quella parte del villo che è più rientrante: fatto questo che non si nota nella parte superiore, ove il plasma sottoepiteliare è poco abbondante e talvolta quasi nullo.

Nessuna particolarità degna di nota trovasi alla terminazione del tenue nel sacco. Tutti gli strati che compongono il primo si continuano direttamente nel sacco e nella parte superiore di questo serbano una costituzione analoga a quella che hanno nel tenue.

Unione del tenue col mesenteron. — Rialzo terminale. La forma del rialzo terminale può avere un certo valore morfologico e diagnostico delle varie specie, giacchè si serba assai costante nei varî individui della stessa specie, mentre presenta forme molto varie e ben determinate nei varî generi.

Nell' *Oryctes* esso ha la forma di una fascia variamente lobata, di altezza quasi uniforme dappertutto, e solo nel margine anteriore della linea mediana ventrale presenta una specie di piccola punta che si dirige anteriormente verso il mesenteron: nel resto il suo contorno anteriore è liscio (tav. 3 fig. 81).

Nell' *Anomala* forma pure una fascia di altezza uniforme; solamente sono un po' più accentuati i lobi che si trovano di tratto in tratto, e la smarginatura è sensibile anche nel contorno anteriore.

Nella *Tropinota* (tav. 3 fig. 79) invece non è uniforme, ma si mostra notevolmente più alto verse la parte ventrale mediana, ove forma un lobo triangolare assai prominente che si avanza anteriormente; nella parte dorsale l'altezza sua è pure un po' maggiore che nel resto; dovunque però mostra bene accennate le lobature di varia grandezza.

Ciò che principalmente distingue il rialzo terminale del tenue della *Cetonia* da quello delle altre specie finora studiate, è il triangolo ventrale moltissimo sviluppato ed assai prolungato anteriormente. All' apice anteriore questo rialzo non presenta affatto le spine, ma a circa un terzo della sua altezza cominciano a mostrarsi spine piccole e rade, le quali più in basso diventano man mano più numerose e più grosse; e mentre le piccole sono coniche e semplici, quelle grosse presentano una parte basilare dilatata, da cui nasce una spina e talvolta lateralmente a questa altre secondarie meno grosse e più basse della prima. La conformazione del resto del rialzo è simile a quella delle altre specie, cioè il margine anteriore è quasi senza spine, mentre nella parte media e posteriore le spine sono grosse, piuttosto lunghe ed assai numerose.

È degna di menzione una particolarità propria di questa specie, ed è che al disotto della parte posteriore del rialzo la chitina si presenta per un tratto ristretto affatto priva di spine, e susseguentemente a questo si nota una fascia, meno alta del rialzo terminale, la quale è ricoperta fittamente da spine grosse e lunghe come quelle del rialzo. Questa fascia sembra originarsi nella parte media basilale del triangolo ventrale, e lateralmente si divide in due fascie di uguale altezza, separate fra loro da uno spazio affatto privo di spine.

Al disotto poi di questa seconda fascia si trova un altro tratto privo di spine assai ristretto, e quindi la superficie della chitina comincia nuovamente ad essene ricoperta. Queste dapprima sono assai rade, semplici e piuttosto lunghe, disposte quasi a gruppetti, in seguito si fanno più fitte, ma hanno minore lunghezza e finalmente dopo un breve tratto divengono assai piccole e rade. Per tutta la porzione cilindrica la superficie della chitina si mostra intieramente liscia.

Funzione. L'ufficio del tenue nella digestione sembra essere assai importante. Innanzi tutto il rialzo terminale, colla sua sporgenza nell' interno, colle sue spine rivolte all' indietro, deve fare

l'ufficio di valvola per impedire al cibo entrato nel tenue di ritornare verso il mesenteron. Nel resto, colle sue spine e coi suoi villi, deve funzionare da organo triturature e mescolatore; il cibo viene poi man mano ridotto in porzioni sempre più piccole, finchè in piccoli boli passa nella parte cilindrica, ove è maggiormente triturato. La parte cilindrica deve avere la funzione di mettere a contatto le più piccole particelle di nutrimento coi succhi digestivi segregati dal mesenteron. Si vede infatti che spesso passano nel tenue anche le vescicole con succo gastrico segregate nel mesenteron e che là non hanno agito. La parte cilindrica permette al cibo di passare solamente in piccolissime quantità e lentamente, sì che all' esterno raramente si rileva che per essa passino degli alimenti. Infatti poche volte si possono constatare ad occhio nudo dei boli nella parte cilindrica del tenue, mentre colle sezioni si vede che continuamente vi passano materie alimentari sebbene in piccole quantità. Così giudicando solo dall' esterno, si può ritenere la parte cilindrica del tenue come una specie di intestino digiuno.

Ricerche antecedenti. Simroth descrivendo questa parte dell' intestino nell' *Osmoderma*, fa notare come il rialzo terminale sia assai rugoso, mentre il restante è tutto ricoperto internamente da forti pieghe longitudinali, come l'intestino di un ruminante; e per la funzione sua afferma che debba servire a ridurre in piccole parti l'alimento proveniente dal mesenteron.

Lidth de Jeude ha figurato con sufficiente precisione la forma del rialzo terminale e specialmente della sua parte ventrale; trattando della costituzione intima del tenue, brevemente accenna come la parete interna del canale sia tappezzata da intima chitinosa, ed esternamente sia rivestita da forti fibre muscolari, che colle loro contrazioni hanno l'ufficio di triturare le materie alimentari che vi passano.

Wertheimer per l'*Oryctes* osserva che questa parte dell' intestino ha presso a poco la stessa struttura dell' esofago ed è provvista di forti muscoli circolari e pochi longitudinali esterni, ed inoltre la tunica epiteliale e la chitina formano molte pieghe longitudinali.

Tutti tacciono di una particolarità alquanto importante, quella cioè della presenza di spine nella parte anteriore e specialmente nel rialzo terminale.

Sacco.

Costituzione. Il sacco è una dilatazione assai grossa della parte media dell' intestino terminale; esso, per il suo volume, fa

grande contrasto col tenue, che lungo e sottile sbocca verso l'estremità anteriore, la più dilatata, del sacco. La forma approssimativa di questa parte del proctodaeum è quella di una pera. Là ove si inserisce il tenue è fortemente dilatato e poi va man mano restringendosi fino a diventare cilindrico, nel qual punto comincia il retto. Esso conserva sempre una ben definita simmetria bilaterale e presenta frequentemente lungo la sua linea mediana superiore ed inferiore una specie di solco esterno rientrante, formato da due briglie muscolari, a cui vanno a terminarsi le numerose pieghe trasversali che si trovano lateralmente. È per effetto di questo solco mediano che al disopra dell' inserzione del tenue si formano due borse che non sono altro che i prolungamenti anteriori del sacco stesso, e questa disposizione è assai bene sviluppata nell' *Anomala*.

Come tutte le altre parti dell' intestino derivate dall' ectoderma, il sacco è costituito da una membrana interna di chitina prodotta da uno strato epiteliare, da uno strato di connettivo e da una tunica muscolare formata di fibre trasverse e longitudinali.

La chitina riveste internamente tutta la superficie del sacco ed è di uno spessore molto piccolo, anzi è proprio in questa parte del proctodaeum che l'intima chitinosa raggiunge lo spessore minimo.

La superficie interna di questo strato di chitina non è liscia, ma invece è ricca di produzioni varie per forma e dimensione, costanti in determinati luoghi e variabili di forma e numero secondo specie; queste produzioni chitinose, per le importanti funzioni che compiono nella digestione meritano di essere accuratamente studiate.

Chitina e sue produzioni nel sacco di *Oryctes* e *Phyllognathus*. La parte superiore del sacco, vicino al luogo ove sbocca il tenue, non possiede che poche produzioni chitinose, che per la maggior parte sono costituite da piccoli ciuffi di peli, alcune volte nascenti da un punto determinato, o piano, o poco rilevato al disopra del resto della superficie di chitina, altre volte invece da un punto infossato. Tali peli sono piuttosto lunghi e flessibili.

Nella parte media questi ciuffi hanno dimensioni assai maggiori. La chitina si rileva in protuberanze coniche, cave, di altezza assai grande, intorno alle quali si dispongono numerosissimi fili chitinosi più o meno lunghi e flessibili. Complicandosi ulteriormente il tronco principale dà rami secondarî assai grossi, sui quali pure nascono rami chitinosi; così tutto l'assieme di queste formazioni ha una rassomiglianza notevole con un albero privo di fogliame. I ramoscelli chitinosi partono fino dalla base del tronco principale, ed hanno una

direzione quasi verticale: tali ramoscelli sono quasi tutti della stessa grossezza. Il tronco principale non si eleva sempre diritto; spesso è più o meno contorto e ramificato, con grossi tronchi fin dalla sua base, e porta quasi sempre, specialmente quando le sue dimensioni sono notevoli, delle tubercolosità irregolari alla base (tav. 4 fig. 103).

Queste produzioni arborescenti sono sparse in gran numero verso la parte media del sacco; il loro numero varia a seconda della posizione: sono cioè in minor quantità ai lati, mentre sulla faccia superiore ed inferiore sono molto numerose. Va anzi notata una particolarità comune a tutte le specie, vale a dire che sulla faccia ventrale e precisamente nella sua parte media, si trova un' areola di forma ovalare (la »siebförmige Platte« di Simroth) nella quale tali produzioni arborescenti prendono un maximum di sviluppo. Si può anche affermare che in questa areola non vi sono parti piane, ma tutti alberi la cui altezza è superiore assai a quella di tutti gli altri della superficie del sacco.

Nel terzo posteriore gli alberi diminuiscono di grossezza e numero e fra essi cominciano a mostrarsi altre produzioni di forma totalmente diversa. Queste sono spine rigide, con parete molto spessa, assai lunghe e puntute, riunite a gruppi di due, tre, cinque e più, nascenti da sporgenze poco elevate sul resto della chitina (tav. 4 fig. 82, 83, 86). Quando sono poche, allora le diverse spine sono della stessa altezza; se invece sono molte, allora sono di altezze varie (fig. 86). Queste presentano anche molte varietà: talora attorno ad una spina forte ed unica nasce un ciuffo di peli, altre volte invece le spine sono ridotte a peli fini rigidi e corti.

Queste spine generalmente stanno sui margini di rilievi della chitina, in altri casi non solamente sui margini ma anche sul resto della parte rilevata e si formano così vere areole spinose. Queste fanno da termine di passaggio a formazioni speciali che trovansi ai due lati del terzo posteriore le quali sono costituite da aree di notevole dimensione, alquanto rilevate sul resto e tutte ricoperte da forti spine di lunghezza varia (tav. 4 fig. 97). Di tali aree spinose in un sol sacco ne ho potute contare fino a 16.

All' indietro si notano altre spine di dimensioni minori e finalmente l'estremo posteriore del sacco è affatto liscio.

Gruppi di pori-canali, irregolarmente disposti e che si riscontrano specialmente fra le produzioni arborescenti, sono sparsi per tutta la parte media del sacco. Tali pori sono assai fini e difficilmente visibili.

Intima chitinosa dell' *Anomala*. La parte anteriore in vicinanza dello sbocco del tenue è liscia, mentre il resto è ricoperto da spine brevi, coniche molto più piccole di quelle del terzo posteriore. In seguito si nota che la superficie della chitina non è più omogenea, ma che invece vi si trovano areole a contorni curvilinei e di varia dimensione (tav. 4 fig. 109). Queste areole vedute a forte ingrandimento, nei preparati inclusi nella glicerina, si mostrano diverse dal resto della superficie, perchè sono fittamente perforate da pori-canali (tav. 4 fig. 110) e siccome hanno un ufficio importante nell' assorbimento dei materiali alimentari, così ho dato loro il nome di areole di assorbimento. Tra esse sul principio vi sono dei semplici ciuffi di peli dapprima poco numerosi, e che in seguito si fanno sempre più fitti e grossi. Compaiono poi delle arborescenze le quali si trovano però principalmente nel terzo medio. Queste sono assai simili nella forma a quelle dell' *Oryctes* e solo se ne distinguono, per avere il tronco principale relativamente più grosso (tav. 4 fig. 92) e per la disposizione dei filamenti chitinosi, che è alquanto verticillata e non irregolarmente sparsa come nell' *Oryctes*; inoltre tali filamenti sono relativamente più corti, mentre il tronco principale si termina con due o tre lunghi filamenti rigidi, spiniformi e poco ramificati (tav. 4 fig. 105). Rimane ancora a notare come particolarità caratteristica della parte media del sacco di *Anomala* una speciale formazione di cui non si riscontra l'eguale nel sacco di *Oryctes* e *Phyllognathus*. Verso l'estremo posteriore del terzo medio, alle due parti laterali si nota un gruppo di corpuscoli che hanno forma variabile: rotonda, ovale, reniforme, cilindrica (tav. 4 fig. 99). Tali corpuscoli si trovano in numero all' incirca uguale nei diversi individui, e la disposizione loro è pure costante, giacchè sono disposti allineatamente secondo la lunghezza ed a due o tre per ogni riga.

Questi corpi non sono come tutte le altre produzioni chitinose protuberanti nella superficie interna del sacco, ma invece si mostrano formati da introflessioni chitinose, somiglianti a piccoli sacchi (tav. 4 fig. 100 e 101). Questi sacchi contengono nel loro interno un materiale insolubile colla potassa al 40 %, il quale talora si mostra più denso, altra volta meno denso, diversità che non si può attribuire al vario sviluppo degli organi, perchè forme simili contengono materiale più o meno omogeneo.

Il loro numero varia poco per i diversi individui: così in tre esemplari ne ho contati in uno 20, in un altro 20, in un terzo 16,

tenendo conto solo di quelli di un lato. Variano però un po' più quelli di un lato con quelli dell' altro, così quelli del primo esemplare erano da un lato 20, dall' altro 17, quelli del secondo erano 20 e 20, e quelli del terzo 16 e 9. Si può forse attribuire al vario sviluppo la diversa forma che hanno, e sembra che quelli che hanno figura cilindrica incurvata siano i più sviluppati, mentre i meno sviluppati sono i rotondi, gli ovali ed i cilindrici.

Anche in questa specie si nota nella parte ventrale quella particolare areola in cui gli alberi chitinosi sono molto fitti.

Nel terzo posteriore le areole non sono più circondate da arborescenze, ma a queste succedono gradualmente delle spine caratteristiche (tav. 4 fig. 83, 86, 87, 93). Poi le areole scompaiono ed al loro posto si trovano piccole spine. Infine la chitina si presenta totalmente liscia.

Intima chitinosa del sacco di *Tropinota*. Per la costituzione sua il sacco di questa specie serba una forma intermedia fra quella dell' *Oryctes* e quella dell' *Anomala*: le sue produzioni chitinose infatti si rassomigliano tanto a quelle dell' una che dell' altra specie (tav. 4 fig. 88—91, 94—96, 98). Verso la parte superiore, in vicinanza allo sbocco del tenue si trova dapprima un piccolo tratto liscio, ma poi compaiono subito delle spine piuttosto, forti alle quali ben presto fanno seguito le areole di assorbimento fra i cui intervalli trovansi le produzioni arboriformi, di costituzione simile a quelle dell'*Anomala*. Esse come nelle altre specie hanno maggiore sviluppo nella parte ventrale e particolarmente nell' areola mediana.

Verso la parte estrema del terzo mediano trovansi in questa specie, come nell' *Anomala*, quei piccoli tubuli chitinosi i quali però non sono disposti come in questa in una serie lineare, ma bensì raccolti in un gruppo quasi circolare. Questi organi sono più numerosi e relativamente più grossi nella *Tropinota* che non nell' *Anomala* (tav. 4 fig. 99).

Le areole di assorbimento (tav. 4 fig. 110) terminano un poco più indietro a questi piccoli organi, e lungo i lati trovansi dei rialzi spinosi molto estesi, i quali accennano a quelli tanto sviluppati che si riscontrano nell' *Oryctes*. Anche in questa specie, nella parte centrale mediana della faccia ventrale del sacco, notasi una piccola areola ove gli alberi sono assai più sviluppati in numero ed in mole che non nel resto.

Intima chitinosa del sacco di *Cetonia*. Il sacco mostrasi più simile a quello dell' *Oryctes* che a quello delle altre due specie.

giacchè vi mancano quei particolari organi tubulari presenti nella *Anomala* e *Tropinota*.

Anteriormente, verso lo sbocco del tenue, la superficie chitinosa è affatto liscia: in seguito, verso la parte media, cominciano ad apparire le produzioni arborescenti, che per la forma loro si somigliano intieramente a quelle dell' *Oryctes*, e nella parte ventrale mediana formano, come in tutte le altre specie, un' areola ovalare ove sono molto sviluppate e numerose. Verso il terzo inferiore oltre agli alberi cominciano a comparire spine assai lunghe e grosse, le quali possono essere inserite o sulla superficie comune, o su speciali rialzi e sono separate oppure riunite in due o più. Queste spine sono più abbondanti e più numerose in questa che non in tutte le altre specie. Più numerose sono quelle semplici che le altre inserite su speciali rialzi, e si trovano in maggior quantità nella parte posteriore che nel terzo medio, e sono molto più fitte nelle superficie dorsale e ventrale che non nelle laterali. L'ultima porzione del sacco è completamente liscia.

Benchè non si mostrino così nettamente distinte come nell' *Anomala* e nella *Tropinota*, pure si possono osservare anche nella *Cetonia*, specialmente nella parte media del sacco, delle areole assorbenti di varia ampiezza; esse non sono così bene delimitate come nelle specie sopradette, e spesso confluiscono fra loro.

Epitelio del sacco. L'epitelio presenta notevoli diversità nella sua costituzione col variare della posizione e delle speciali produzioni chitinose a cui dà luogo. Nell' *Oryctes* l'epitelio della parte anteriore del sacco consta di cellule simili, per la forma e per le dimensioni, a quelle dell' ultima parte del tenue (tav. 4 fig. 108). Sono di varia dimensione, non molto regolarmente disposte, e poche presentano il nucleo rotondo, moltissime lo hanno variamente modificato. Tutto l'epitelio collo strato di chitina forma molte pieghe in direzioni irregolari e di lunghezza variabile. Le pieghe però verso la parte inferiore del terzo medio vanno a poco a poco diminuendo di numero e facendosi sempre più regolari, hanno tutte ugual dimensione ed altezza ed inoltre assumono una direzione costante, cioè longitudinale. Nel luogo ove le pieghe sono così fatte, le cellule diventano più grosse, a contorni regolari e mostrano i nuclei quasi sempre sferici ed assai grossi. Verso il terzo inferiore le pieghe cominciano a diminuire e la superficie talvolta si mostra piana, e quando le pieghe sono presenti, sono larghe e molto regolari, e le cellule in questa parte raggiungono il massimo loro sviluppo; sono irrego-

larmente poligonali, hanno i nuclei molto grossi, dei quali la massima parte è sferica e presenta un distintissimo reticolo cromatico. Nella parte ultima del sacco le cellule diminuiscono alquanto nelle loro dimensioni.

Il contorno cellulare è tondeggiante nella parte inferiore, mentre che nella parte dell' elemento che è aderente alla superficie della chitina è piano. Il protoplasma che circonda il nucleo è meno denso del restante, prende meno i colori e forma come un alone chiaro attorno al nucleo. Del resto il protoplasma più denso è generalmente situato in vicinanza della chitina; anzi nell' immediato contatto con essa si mostra pure alquanto striato in senso perpendicolare alla superficie della chitina.

Varie forme di nuclei delle cellule epiteliali. I nuclei delle cellule presentano forme di degenerazione caratteristiche le quali, siccome mi sembra che ancora non siano state descritte, così credo opportuno di farne un breve cenno.

Dalla forma normale in cui il nucleo è rappresentato da una sfera con il reticolo cromatico di riposo del Flemming (tav. 4 fig. 114) si passa alle seguenti forme:

a. Nuclei vescicolari, sferici, senza reticolo di riposo o con reticolo molto modificato; la parte liquida (carioplasma) prende più intensamente il colore che nel nucleo normale (fig. 114).

b. Nuclei semisferici, in cui una metà circa del nucleo primitivo è stata riassorbita e che si mostrano cavi nell' interno con una sorta di boccuccia. — Anche essi talvolta mostrano una specie di reticolo cromatico, talvolta invece sembrano affatto omogenei; anche in questa forma si mostrano più intensamente colorati che non quelli allo stato normale (fig. 114 e 115).

c. Nuclei zonati, in cui il riassorbimento non è succeduto come nella forma precedente solo da un lato, ma da due lati opposti, ed allora del nucleo sferico primitivo non resta più che una zona di altezza variabile; anche in questa forma può trovarsi un reticolo di riposo, ma più generalmente si mostrano omogenei. Frequentemente poi l'assorbimento si fa in una direzione parallela alla superficie della chitina (fig. 114 e 115).

d. Nuclei cilindrici, i quali non sono altro che una modificazione degli zonati, quando cioè le pareti della sfera primitiva si sono appiattite, sì che il nucleo sembra allora un cilindro cavo. (Alcuni nuclei della figura 103.)

e. Nuclei lunulati, i quali sono una modificazione ulteriore dei

nuclei semisferici, quando il processo degenerativo non si è arrestato alla prima metà della sfera nucleare, ma ha proceduto in maggiore o minor grado anche nella restante; il processo può andare tanto oltre da non far rimanere che una piccola parte circolare del contorno primitivo del nucleo. Questi nuclei si mostrano omogenei e prendono molto intensamente le sostanze coloranti (tav. 4 fig. 115).

Tutte queste modificazioni successive possono scorgersi nei nuclei, senza che si possa osservare nella cellula in cui sono contenuti qualsiasi apparente forma di mutamento nella costituzione del suo protoplasma, della forma e del volume dell' elemento.

Trattandosi di forme così strane, ho voluto anche usare parecchi metodi di fissazione (alcool a 90°, sublimato, liquido di Kleinenberg), temendo che esse dovessero attribuirsi ai liquidi fissatori, ed anche più sostanze coloranti (carminio boracico, carminio di Mayer, ematatossilina di Boehmer), ma ho sempre ottenuto gli stessi risultati. Infine l'osservazione a fresco mi ha dato la prova definitiva, facendomi scorgere le stesse forme anche nelle cellule viventi.

A mostrare che tali forme non sono normali ma che provengono da degenerazione di nuclei primitivamente sferici, basta citare il fatto che nella maggior parte delle cellule in cui osservansi, rimane ancora lo spazio circolare occupato primitivamente dal nucleo normale, ripieno di una sostanza simile a quella che circonda il nucleo, cioè meno densa del protoplasma e che prende poco o punto le sostanze coloranti (tav. 4 fig. 114). Queste degenerazioni dei nuclei, specialmente la fusione della sostanza cromatica in una specie di capsula, e la formazione in essa di una o più boccuccie, vanno comprese nel numero di quei fenomeni nucleari descritti dal Flemming sotto la denominazione generale di cromatolisi. È probabile che in questo stadio le cellule possano avere una vita piuttosto lunga, come può supporsi dal fatto che moltissimi fra i nuclei delle cellule del sacco mostrano le modificazioni or ora descritte.

Modificazioni dell' epitelio nelle produzioni chitinose. Nel descrivere le produzioni diverse che si ergono sulla superficie della chitina, abbiamo visto che la maggior parte di esse sono cave nel loro interno; l'epitelio sottogiacente si addentra in queste cavità e le cellule vi sono variamente modificate, a seconda della complicazione maggiore o minore delle varie produzioni chitinose.

Le maggiori modificazioni si riscontrano nell' interno delle produzioni arboriformi, che hanno la cavità del tronco principale occupata da una sostanza protoplasmatica striata in senso longitudinale

e in cui verso la parte basilare del tronco scorgesi un gran numero di nuclei variamente trasformati (tav. 4 fig. 103—105). Questo complesso va considerato come un sincizio; non vi hanno infatti contorni cellulari fra i diversi elementi costituenti il complesso cellulare nell' interno degli alberi; le striature del protoplasma in senso longitudinale ed il suo terminarsi a fili va considerato come uno speciale adattamento della superficie protoplasmatica secernente la chitina, per poter formare quegli organi così caratteristici che assumono la forma di arborescenze chitinose.

Se il tronco principale dell' albero è alto e stretto, i nuclei sono pochi, se invece ha un diametro assai notevole, allora i nuclei sono molto numerosi e la massima parte è situata verso la base, mentre gli altri sono sparsi senza ordine a differenti altezze. Nella areola ventrale situata al centro non si trovano affatto parti piane, ma solamente arborescenze e dappertutto ivi l'epitelio è trasformato nel particolare sincizio con nuclei assai ristretti e modificati.

I nuclei di queste produzioni arborescenti si presentano generalmente cilindrici, con due boccuccie alle estremità, e sono piuttosto lunghi, sì che a prima vista fanno pensare ad un sistema di canalicoli. In altri casi non si presentano così modificati, ma hanno una forma ellitticca e sono appiattiti. Tanto nell' uno, quanto nell' altro caso vi si può riscontrare un reticolo cromatico, ma spesso quelli della prima forma si presentano omogenei e fortemente colorati.

Nei rialzi spinosi la modificazione delle cellule primitive è minore che non negli alberi. I nuclei anche qui sono notevolmente più piccoli di quelli della parte non modificata dell' epitelio e mostrano un reticolo assai grosso in confronto al loro volume; le cellule sono modificate, essendo scomparsi in totalità o quasi i loro contorni: talvolta però, in ispecie dove i rialzi sono molto spinosi, le cellule perdono totalmente la loro individualità formando un sincizio con moltissimi piccoli nuclei. La chitina che ricopre questi rialzi e che forma le spine ha uno spessore più notevole. Nella cavità delle spine penètra solo il protoplasma del sincizio, mai i nuclei. Nei grossi rialzi oltre che l'accumulo dei nuclei e del protoplasma si trova anche una sostanza omogenea, poco densa, che prende pochissimo i colori e generalmente sta al disotto del sincizio e nell' interno della quale si trovano anche cellule migranti di variabilissima dimensione.

Epitelio del sacco di *Anomala*. Le differenze caratteristiche tra l'epitelio del sacco di *Anomala* e quello dell' *Oryctes* si limitano ad un dimorfismo di cellule tra quelle delle areole assorbenti,

che sono grosse, regolari, poliedriche, a nucleo assai sviluppato, e quelle delle rimanenti parti dell' epitelio, che circondano le dette areole e che sono piccole, a contorni irregolari, a nuclei più o meno modificati (tav. 4 fig. 111).

In questa specie inoltre si può vedere come le cellule dell' interno delle produzioni arboriformi non siano che cellule dell' epitelio comune modificate, giacchè talvolta nell' interno degli alberi si possono trovare ancora le cellule con contorni ben definiti e non fuse tra loro per formare un sincizio.

I tubuli glandolari che si trovano nel terzo laterale posteriore sono da considerarsi come rientramenti tubuliformi della superficie chitinosa del sacco. Generalmente (tav. 4 fig. 101) hanno una forma ad u con un estremo che si apre liberamente nella cavità del sacco e coll' altro chiuso. Sono circondati da cellule assai più grosse delle comuni e nelle quali specialmente il nucleo acquista notevoli dimensioni; il loro protoplasma sembra molto attivo, perchè si colora intensamente. L'interno del tubulo glandolare si trova riempito spesso a metà da una materia compatta, di color verde nerastro o bruno e piuttosto granulosa. Essa non si scioglie nè nell' alcool, nè nel cloroformio e nella trementina, nè subisce alterazioni visibili dalla temperatura a 60°. Nell' interno degli alberi i nuclei non sono sempre così modificati come quelli dell' *Oryctes*, talvolta sono ellissoidali, con granuli e reticolo piuttosto grossi. Invece l'interno dei grossi nuclei del resto dell' epitelio non mostra un reticolo così netto come in quelli dell' *Oryctes* (tav. 4 fig. 105).

Il terzo posteriore del sacco, là ove la chitina si presenta ricoperta da piccole spine, mostra la chitina di spessore più grosso del rimanente, le cellule sottostanti sono piccole, poco unite fra loro ed hanno il protoplasma meno granuloso di quello delle cellule delle parti anteriori.

Epitelio del sacco di *Tropinota*. Una notevole differenza, che riscontrasi fra la costituzione del sacco della *Tropinota* e quello dell' *Anomala*, sta in ciò che nella prima le cellule rispetto al volume del sacco sono di maggior dimensione di quelle dell' *Anomala* e dell' *Oryctes* (tav. 4 fig. 106).

Le cellule che formano le areole assorbenti non hanno la superficie loro esterna tutta allo stesso livello, in modo che dal loro complesso ne risulti una superficie piana, ma invece ciascuna di esse ha contorno irregolare e si termina a livello differente dall' altra.

Sempre si riscontra la legge generale che là ove sono gli alberi la chitina ha uno spessore assai minore che ove non si trovano.

I tubi glandolari molto sviluppati anche in questa specie e variamente ricurvi, sono in relazione con grosse cellule a nuclei grandi. Sono anche qui ripieni di una sostanza omogenea di color grigiastro o giallo verdastro e le loro pareti di chitina sembrano essere, nelle parti laterali posteriori, perforate da poricanali.

Però in altri esemplari alcuni di questi tubi (tav. 4 fig. 102) si trovavano in uno stadio meno sviluppato, e non si presentavano ricurvi, ma diritti, circondati di cellule molto attive, con nuclei e protoplasma assai fortemente tingibili, e nel loro interno non presentavano l'accumulo di materia densa omogenea, ma sibbene dalla loro parte basilare piana vedevasi sorgere nel centro una specie di pelo cavo, nascente da una sorta di rialzo cilindrico basilare. Il pelo raggiungeva circa l'altezza del tubulo, ed attorno ad esso vedevasi una specie di guaina larga, trasparente, che lo circondava dappertutto sorpassandone anche l'apice. In alcuni casi la membrana di chitina che riveste il tubulo è assai fina ed incolora, in altri invece è assai spessa e fortemente colorata in giallo bruno.

Degenerazione e rinnovamento dell' epitelio. Non è raro trovare nelle varie sezioni del sacco cellule in via di rinnovamento; in alcuni casi cioè abbiamo la degenerazione delle cellule epiteliali, in altri la rigenerazione.

Quando avviene la necrobiosi delle cellule del sacco (tav. 4 fig. 107), il protoplasma comincia a diventare granuloso e ad aumentare di volume; il nucleo in pari tempo mostra una di quelle fasi regressive, che abbiamo descritto superiormente, ma trovate anche nelle cellule apparentemente normali. Le cellule così degenerate crescono straordinariamente di volume e perdono i loro limiti laterali: si vede in tal modo una fusione di più cellule. La degenerazione del protoplasma avviene sempre dapprima nella parte inferiore della cellula. per raggiungere a poco a poco la superiore, quella cioè che sta in contatto colla chitina. Alle volte invece di trovare una degenerazione contemporanea di più cellule adiacenti, si trova che una sola cellula mostra la fase di necrobiosi, ed in questo caso l'aumento di volume del protoplasma degenerato non è così notevole come quando avviene la fusione di più cellule vicine.

Al contrario di quanto avviene nel mesenteron, ove il rinnovamento dell' epitelio si forma da uno strato sottostante di cellule matrici, facendosi così la rigenerazione in altezza, qui nel sacco e

in tutto il proctodaeum non abbiamo uno strato apposito destinato a dare nuove cellule, ma esse si formano dalle preesistenti, avvenendo in tal modo il rinnovamento in superficie. Non posso attribuire alcun valore a certe speciali disposizioni osservate nei nuclei di alcuni elementi del sacco di *Oryctes* nei quali il reticolo cromatico mostravasi ordinato in modo da avere i filamenti disposti come i meridiani di una sfera ed i granuli in due o più file parallele, sui filamenti stessi, quasi da formare i paralleli della sfera stessa. Infatti non ho rinvenuto poi altre forme di passaggio da mostrarmi che una divisione del nucleo, ed in conseguenza della cellula, avesse luogo, dopo che gli elementi attivi eransi mostrati disposti in questa guisa. Nè lo studio di molti preparati, fatti con diversi metodi, mi fece scorgere in qualsiasi caso alcuna forma speciale del nucleo, che mostrasse una fase della divisione indiretta (cariocinesi), nè essa poteva sfuggirmi, sì per la singolarità delle sue forme, che per la notevole grandezza degli elementi.

Ho invece osservato con una certa frequenza i fenomeni della divisione diretta, cioè la scissione. Per poterla constatare con sicurezza, non bisogna servirsi delle sezioni in serie ma delle preparazioni in toto del sacco, fatte col metodo della distensione, e colorate o con carminio o con ematossilina. Allora si abbraccia una notevole superficie dell' organo e si vede come i nuclei delle diverse cellule siano di grandezza molto differente, alcuni assai grandi, altri molto più piccoli. Fra quelli assai grandi (tav. 4 fig. 112) si nota altresì che non tutti hanno una forma sferica, ma alcuni si presentano allungati e tra questi ve ne ha talvolta alcuno il quale mostra una strozzatura nel centro con due metà laterali ugualmente grosse o quasi. Tra quelli così foggiati ve ne sono taluni che hanno la parte centrale più o meno ristretta (si confrontino i due nuclei delle fig. 112 e 113 a tav. 4), in modo tale da presentare tutti i gradi di passaggio, finchè nella stessa cellula non si trovano due nuclei, i quali ben presto si rendono indipendenti, formandosi tra essi una membrana divisoria nel protoplasma cellulare[1].

Al disotto dello strato epiteliare trovasi un sottilissimo strato di connettivo, il quale qua e là si mostra notevolmente sviluppato, specialmente sotto i rialzi spinosi.

---

[1] Le forme di divisione cellulare da me trovate nel sacco di *Oryctes* e *Phyllognathus* sono analoghe a quelle descritte recentemente dal Bellonci nel *Porcellio maculicornis* (Intorno alla divisione »diretta« del nucleo. in: Mem. Accad. Bologna (4) Tomo 9 1888 fig. 1—7 Opera postuma).

Tunica muscolare. Come nelle altre parti del proctodaeum, anche nel sacco la tunica muscolare è formata da due strati di fibre, le une longitudinali, le altre trasversali. Si le une che le altre non sono così ben disposte da essere sempre perpendicolari, ma spesso hanno un decorso più o meno obliquo.

Le fibre muscolari del sacco non sono così regolarmente ordinate come quelle del mesenteron, e neppure stanno in modo così semplice come nelle altre parti cilindriche dell' intestino. Questa parte del proctodaeum avendo cambiato di forma e di volume, ha acquistato una caratteristica disposizione delle fibre muscolari, che merita di essere descritta alquanto particolarmente.

Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* vi sono all' esterno due fasci longitudinali principali, uno dei quali decorre nel centro della faccia dorsale, l'altro nel centro della ventrale; essi però non sono cilindrici, come quelli del mesenteron, ma appiattiti. Il fascio della faccia dorsale è unico nel centro di questa, ma subito poi si biforca, tanto verso la parte anteriore, quanto verso la posteriore, formando così una specie di x di cui i due rami anteriori, giunti verso l'estremo, decorrono poi trasversalmente e le singole fibre si allontanano alquanto l'una dall'altra, mentre quelli della parte posteriore in parte vanno a formare i due rami della x e parte si distribuiscono nell' area triangolare posteriore lasciata fra essi. Anche i due rami posteriori giunti alla estremità si ripiegano maggiormente e vanno colle loro fibre a formare una parte dei fasci trasversi del sacco.

Il fascio della faccia ventrale si comporta alquanto diversamente: nella parte anteriore è unico, poi verso la metà della faccia stessa si biforca, cosicchè nell' insieme ha l'aspetto di un Y rovesciato: anteriormente manda le sue fibre al tenue, posteriormente al retto e sì nell' uno che nell' altro esse si uniscono alle fibre longitudinali della tunica muscolare di questi organi.

Anche nelle pareti laterali si trovano molte fibre longitudinali esterne più o meno ravvicinate.

Le sottostanti fibre trasversali sono quelle che formano nella faccia dorsale le borse più o meno regolari, poste ai lati del fascio mediano. La parte più protuberante delle borse ha le fibre più allontanate che la parte rientrante; esternamente ad esse non vi sono fibre longitudinali.

Al disotto delle fibre trasverse trovansi pure, sparse qua e là, fibre longitudinali.

Disposizioni quasi simili trovansi nella *Tropinota*, nell' *Anomala*

e nella *Cetonia*. Le fibre muscolari del sacco sono di forti dimensioni, hanno una striatura trasversa molto appariscente, quasi tutte sono ramificate. Verso il terzo posteriore sono strettamente unite fra loro, ed hanno un decorso più simmetrico che nelle parti anteriori; si nota altresì che in questa parte l'abbondanza delle fibre trasversali è in opposizione colla mancanza delle longitudinali. La grossezza delle singole fibre è assai maggiore verso il retto che non verso il tenue.

Funzioni del sacco. — Assorbimento. Tutta la costituzione del sacco fa chiaramente vedere come la sua funzione sia di assorbire gli alimenti ingeriti dalla larva e modificati dall' azione dei succhi digestivi segregati dal mesenteron.

L'enorme dilatazione in volume, che il proctodaeum subisce in questa parte, confrontata col piccolissimo volume del tenue e del retto, mostra che gli alimenti debbano soggiornare in questa parte dello intestino per molto tempo, acciocchè il materiale nutriente venga assorbito nella massima quantità. Le produzioni chitinose, che si elevano sulla sua superficie e specialmente le arboriformi, che sempre si trovano ricoperte da una grande quantità di alimenti, mostrano come esse siano destinate a trattenere le materie nutritive, là ove debbono venire assorbite. Il piccolo spessore della cuticola chitinosa, che è minore di quello di ogni altra parte del proctodaeum, mostra pure che qui la chitina non deve avere una funzione meccanica, come nelle altre sezioni dell' intestino derivato dall' epiblasto. Inoltre le areole di assorbimento, forate tutte da una grande quantità di pori-canali, ed i pori-canali sparsi irregolarmente sulla superficie della chitina nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, indicano che ivi è il luogo per il quale le materie alimentari penetrano nell' interno dell' epitelio sottostante, per poi entrare nel circolo sanguigno. Infine la parte ultima del sacco assai ristretta, anche più del resto del canale rettale seguente, fa notare ivi una opportuna disposizione per impedire una troppo facile uscita alle materie contenute nel sacco.

Del resto ho avuto da un preparato in toto, fatto col sacco di *Anomala*, fissato nel momento dell' assorbimento, una prova assai convincente che l'assorbimento si effetta in questa parte del proctodaeum (tav. 4 fig. 111).

Le piccole particelle alimentari di color nerastro erano penetrate nelle areole assorbenti; è però caratteristico come le particelle alimentari non passano per tutti i pori-canali, ma solo in quelli che corrispondono ai limiti delle cellule dell' areola. Pochissime parti-

celle soltanto si vedevano in corrispondenza con le parti più o meno centrali delle diverse cellule. Inoltre si mostrava assai chiaro il fatto che l'assorbimento massimo era nelle areole situate fra gli alberi, mentre andava man mano diminuendo dove gli alberi erano più radi, ed era minimo, ove la chitina presentavasi affatto liscia.

L'osservazione sopra citata non lasciava dubbio alcuno che si trattasse di assorbimento, perchè tutte le circostanze mostravano chiaramente come le particelle, che vedevansi passare, si mostravano solo in quei punti ove per la presenza dei pori-canali io aveva presupposto che esso ivi doveva effettuarsi. Ma tale constatazione non l'avevo fatta sull' organo a fresco e vi era perciò sempre un piccolissimo dubbio. Però un' osservazione fatta nell' *Oryctes* col sacco allora allora tolto all' animale, dove appunto il fenomeno si mostrava nella sua pienezza, ha finito per convincermi. In tutta la parte superiore là ove erano gli alberi si vedeva nettamente avvenire, come nell' *Anomala*, l'assorbimento interstiziale delle cellule del sacco, mentre nella parte inferiore, ove gli alberi cedevano il posto alle spine, l'assorbimento era poco o nullo.

In quanto poi alla probabile funzione, che i tubi glandolari possano avere nella digestione, non posso affermare nulla di preciso. Solamente mi sembra che essa non debba essere molto importante, perchè molte specie di Lamellicorni hanno il sacco sfornito di tali tubi. Essi non sono presenti nel *Oryctes*, nell' *Phyllognathus* e nella *Cetonia*, e si deve ritenere che manchino anche nell' *Osmoderma*, giacchè Simroth non ne fa punto menzione.

Ricerche antecedenti. Il sacco dell' *Osmoderma eremita*, descritto da Simroth, ha una costituzione affatto simile a quello delle specie da me studiate. Differisce solo per la forma delle produzioni arboriformi, le quali hanno un tronco principale glabro e rami secondari coperti da corti e sottili peli chitinosi e portanti all' estremità lunghe spine diritte o ricurve ad uncino. Egli crede che l'ufficio di tutta la parte anteriore del sacco ove sono le spine e gli alberi, non sia che di ridurre in piccole particelle l'alimento, a causa specialmente della forte musculatura del corpo, e che l'assorbimento avvenga solo nella parte posteriore del sacco ove la superficie della chitina è glabra. L'alimento chimificato passerebbe, a suo credere, per diffusione attraverso la cuticola chitinosa dell' ultima parte del sacco.

Non sono d'accordo con questo autore rispetto alla funzione, che egli vuole attribuire al sacco. Le particelle alimentari giungono in questa parte del proctodaeum già triturate, specialmente per opera

del tenue, e le produzioni arboriformi non servono che a trattenere l'alimento per farlo assorbire e non a triturarlo. Le spine, che stanno specialmente verso l'ultima parte del sacco, servono ad impedire che l'alimento torni indietro. Infine nessuna prova ci autorizza a credere ad uno scambio di materie solide attraverso una membrana di chitina imperforata.

Lidth de Jeude ha dato una descrizione piuttosto sommaria del sacco di *Oryctes*, *Cetonia* e *Melolontha*; nel primo egli non ha descritto che le produzioni arborescenti; nella *Melolontha* ha trovato alcune cellule ricoperte da chitina forata da pori-canali, e tubuli glandolari che egli chiama »klierachtige organe«. Egli ammette che l'assorbimento si faccia in tutto il sacco per opera delle cellule con chitina perforata.

Wertheimer, descrivendo la costituzione del sacco di *Oryctes*, trova che le cellule sono quasi cubiche e presentano nel loro interno una fina rete di fibrille che rilega l'estremità libera colla profonda della cellula, rete che è soprattutto sviluppata sul limite della cellula in contatto della chitina ove forma piccoli bastoncini. Per quanto io abbia cercato di trovare questa rete non vi sono riuscito; i bastoncini che Wertheimer nota al limite della chitina non sono altro che le sfrangiature che il protoplasma presenta all' estremità secretrice.

Alle produzioni arboriformi egli attribuisce con ragione la funzione di trattenere gli alimenti, ma s'inganna allorchè dice che i fini ramuscoli rappresentano »à n'en pas douter, la trame fibrillaire des cellules épithéliales hors d'usage«. Essi invece sono segregati dal protoplasma del sincizio interno dell' albero il quale, negli stadi giovanili si trova ancora nell' interno di questi filamenti, e man mano che li forma va scomparendo.

Attribuisce a torto le diverse forme di produzioni alle trasformazioni degli alberi, come ad esempio che le spine siano derivate da alberi che perdono coll' invecchiarsi i ramoscelli chitinosi. La sola osservazione di queste due specie di produzioni chitinose basta a far vedere, quanto differenti esse siano e come l'una non può essere derivata dall' altra, ed inoltre abbiamo visto che ciascuna specie di produzione chitinosa occupa un luogo determinato sulla superficie del sacco, costante nei diversi individui della stessa specie. Anche egli, come Simroth, crede che l'assorbimento si faccia nel sacco attraverso alla parete imperforata di chitina. Ho constatato che i pori-canali sono difficili a vedersi nell' *Oryctes*, perchè non sono posti in aree determinate come nelle altre specie, ma isolando la membrana di chitina col metodo della potassa, si possono scorgere gruppi più o meno

grandi di tali pori, in ispecie in vicinanza degli alberi, quindi l'assorbimento non avviene per diffusione, come credono Simroth e Wertheimer, ma per vero passaggio di materie alimentari attraverso a pori-canali.

Da quanto si è visto fin qui, nessuno degli autori sopra citati ha potuto dare una dimostrazione dell' assorbimento; tutti però l'avevano supposta; il solo Lidth de Jeude, se avesse continuato le sue ricerche nella *Melolontha*, avrebbe potuto scoprirla, guidato come era dall' osservazione di quelle cellule sotto i cui pori-canali aveva visto piccoli pezzetti di materie nere eterogenee.

Altri autori da un punto di vista generale avevano anche supposto che nel proctodaeum avvenisse all' assorbimento, e Simroth[1] cita fra questi Claus, nel suo trattato di Zoologia (Ed. tedesca 1872 pag. 562) e Gegenbaur nel suo trattato di Anatomia Comparata (Ed. tedesca 1870 pag. 410). Finalmente, l'unico lavoro speciale che io conosca sul soggetto, è quello del Tursini[2] il quale supponeva che l'assorbimento nei crostacei e negli insetti avvenisse per i peli chitinosi che si trovano nell' intestino. Egli ebbe qualche prova del passaggio di materie eterogenee nei peli chitinosi dell' intestino dei crostacei, esperimento che riuscì infattuoso per gli insetti.

Non credo però che il sacco sia l'organo esclusivo destinato all' assorbimento; può essere che questa funzione sia in parte compiuta anche nello stomaco per particolari sostanze, come amido convertito in glucosio, sostanze minerali sciolte in acqua od altre.

Retto.

Struttura nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*. Possiamo considerare il retto come costituito da due differenti parti: una anteriore provvista di forti muscoli trasversi, l'altra posteriore, che termina coll' ano, in cui questi muscoli mancano o sono assai ridotti. Nella forma generale il retto è cilindrico, piuttosto ristretto all' origine e va man mano allargandosi verso il foro anale.

La parte anteriore è rivestita nell' *Oryctes* (tav. 4 fig. 116) da forti fibre striate disposte in senso trasversale, mentre sono totalmente mancanti quelle longitudinali. Una particolarità esclusiva ai

---

[1] Einige Bemerkungen über die Verdauung der Kerfe. in: Zeit. Naturw. Halle 51. Bd. 1878 p. 826—831.

[2] G. F. Tursini, Un primo passo nella ricerca dell' assorbimento intestinale degli artropodi. in: Rend. Accad. Napoli Anno 16. 1877 pag. 95—99.

muscoli di questa sola parte dell' intestino, sta in ciò che le fibre sono di determinata lunghezza e disposte regolarmente lungo la circonferenza dell' intestino stesso. Ciascuna fibra ha una lunghezza eguale ad un sesto della circonferenza e le fibre degli strati interni sono disposte simmetricamente rispetto allo strato di fibre più esterne. L'unione delle fibre adiacenti è fatta per mezzo di una sostanza connettivale cementante, la quale talvolta è scarsissima, tanto da dare l'apparenza che le fibre siano collegate solo per le loro estremità.

Anche l'epitelio colla sua tunica chitinosa segue, nella disposizione dei suoi villi, l'ordinamento delle fibre muscolari, e in generale in ogni settore forma uno o due rialzi, di cui le parti più rilevate verso il lume del canale intestinale corrispondono alla parte centrale del settore muscolare, mentre le parti più infossate corrispondono alle estremità. Nello spazio lasciato libero nell' interno del villo stanno forti fibre muscolari trasverse, molte delle quali vanno a terminarsi nel setto comune, le altre più interne terminano sotto l'epitelio, dirigendosi però sempre verso il setto terminale.

Le fibre di questa parte dell' intestino sono trasversalmente striate ed hanno un diametro trasverso maggiore di tutte le altre fibre muscolari dell' intestino di queste larve: sono scarsamente provviste di nuclei muscolari, irregolarmente disposti e che generalmente occupano la parte periferica della fibra stessa.

L'epitelio è costituito da cellule assai grosse, di forma in generale cilindrica o cubica, più raramente (e questo succede negli svolti assai bruschi delle parti apicali dei villi) sono cuneiformi. Sono provviste di un grosso nucleo rotondo, che occupa la parte basilare della cellula. Il loro protoplasma è generalmente differenziato in due parti: l'una apicale, che sta in contatto collo strato chitinoso, si mostra molto densa, ritiene molto le sostanze coloranti e verso l'estremo superiore forma delle sfrangiature dirette perpendicolarmente alla superficie della chitina; l'altra parte del protoplasma, che occupa la parte basilare della cellula attorno al nucleo, è assai meno densa, trasparentissima, si tinge poco o punto colle materie coloranti e forma attorno al nucleo una specie di alone chiaro.

La cellula è intimamente collegata collo strato sopragiacente di chitina da essa prodotto. Osservando con forti ingrandimenti il limite lungo il quale la cellula si termina colla chitina, si trova che l'estremità superiore della cellula si presenta finamente dentata. Ciò serve a spiegare due fatti di notevole importanza: in primo luogo cioè tali denti servono a mantenere intima l'unione fra la cellula e

la chitina da essa prodotta, in secondo luogo la superficie secernente della cellula è aumentata.

Le cellule non sono tutte della stessa grossezza; quelle che stanno all' apice dei villi sono molto grosse e cilindriche, mentre quelle che stanno nei rientramenti dei villi stessi sono assai piccole, e fra le une e le altre vi è una lenta gradazione, sicchè nello stesso villo le più grosse sono quelle che occupano l'apice, mentre le più piccole sono quelle che stanno nella parte basale.

Lo strato di chitina, assai trasparente ed omogeneo, segue nel suo spessore la stessa legge delle cellule matrici sottogiacenti; là ove le cellule matrici sono molto grosse si presenta di un notevole spessore e la sua altezza è circa uguale a quella delle cellule sottostanti; là ove le cellule vanno riducendosi, lo strato di chitina si fa relativamente più sottile. Sembra quindi in questo caso di poter stabilire che la facoltà secernente delle cellule matrici sia in ragione diretta del loro volume.

Tra l'epitelio e la tunica muscolare trovasi uno straterello di connettivo. Esso però sembra scarsissimo; non si rivela che qua e là sotto ai villi con delle cellule di apparenza ameboide. Sembra però che al disotto dei villi vi sia un' attiva circolazione sanguigna; ove lo spazio vi è libero, tra i muscoli e l'epitelio, si trova non raramente del plasma coagulato in cui sono delle cellule sanguigne.

Le trachee penetrano frequentemente fra le diverse fibre striate che compongono la tunica muscolare; la loro direzione ed il loro numero sono assai variabili.

Le modificazioni, che subisce nel suo decorso la costituzione di questo segmento del retto, possono essere riassunte nel modo, che segue. Alla sua origine i villi sono molto numerosi ed irregolari, le cellule sono piuttosto piccole, lo strato di chitina poco spesso e non vi è quella differenza di grandezza fra le cellule delle parti apicali e quelle delle basilari, come si nota nel segmento seguente, mentre lo strato di chitina si mostra più spesso all' apice dei villi che alla loro base. In seguito si nota una sezione in cui la costituzione è quella tipica descritta; per un certo tratto la superficie della chitina mostra delle piccole protuberanze spiniformi. All' ultimo segmento notasi una certa diminuzione dei muscoli, che va gradatamente progredendo, cosicchè mentre nella parte media si potevano contare fino a sei fibre sovrapposte in uno stesso settore, in questo si riducono man mano fino ad una di piccolo diametro; le cellule sono grosse e non vi è più quella diminuzione in grandezza fra le cellule

dell' apice dei villi e quelle della base; tutte sono grandi ed uguali fra loro. Infine i villi, che prima erano alti e in numero determinato, ora diventano molto piccoli, mentre il loro numero è aumentato.

Il carattere principale della porzione ultima del retto (tav. 4 fig. 117) sta nella mancanza totale o quasi della tunica muscolare ed anche nella scomparsa dei villi. Vero è che notansi delle fibre longitudinali e anche qualche rara fibra trasversa, ma la differenza è caratteristica, se si istituisce il paragone tra questa e la porzione precedente.

Le cellule sono tutte grandi, cilindriche o cubiche, e per la costituzione loro sembrano identiche a quelle della parte precedente del retto. Lo strato di chitina è assai potente e in altezza raggiunge circa il doppio dello spessore delle cellule sottostanti. La chitina sembra un po' diversa di quella della parte anteriore, giacchè è più trasparente, omogenea e il suo strato superficiale è meno modificato.

Il rinnovamento dell' epitelio avviene nel seguente modo. Tre o quattro cellule più invecchiate, fra loro adiacenti, si confondono insieme per la distruzione delle loro pareti laterali. Il protoplasma comincia allora a subire una degenerazione, aumenta notevolmente di volume, da omogeneo, che era, diventa granuloso, e la parte di esso adiacente alla chitina non si mostra diversa dalla parte più lontana. La degenerazione in generale comincia dal basso, cioè nella parte in cui stanno i nuclei, e va man mano progredendo. Contemporaneamente anche i nuclei vanno disfacendosi e da rotondi, che erano, si presentano a contorni irregolari e non mostrano più il regolare reticolo cromatico.

Assai comunemente si nota che verso i limiti di queste aree in disfacimento le cellule non degenerate sono più strette e con protoplasma più denso delle altre. Queste cellule col loro accrescersi occuperanno poi lo spazio lasciato libero dalle cellule disfatte.

Sembra che il rinnovamento dell' epitelio sia molto maggiore nell' ultima parte del retto che nella porzione antecedente.

Struttura del retto nella *Tropinota*. Esso nei suoi tratti generali si mostra simile a quello dell' *Oryctes*. La prima porzione, che principia alquanto ristretta, mostra il contorno della chitina assai sfrangiato, e si possono contare dodici villi, due cioè per ogni settore. Nel corto tratto ove la chitina mostra delle spine notasi che queste sono più forti e più numerose che non nell' *Oryctes*. Le spine trovansi dapprima sparse dappertutto, e quando cominciano a scomparire, prima

si obliterano quelle dell' apice dei villi e poi diminuiscono man mano alle parti laterali.

L'epitelio producente la chitina non si mostra così regolare come quello dell' *Oryctes*. Non si nota quel regolare passaggio fra le cellule dell' apice dei villi e quelle delle parti laterali ed inferiori, ma bruscamente si passa dalle cellule di grande dimensione a quelle piccole. Talvolta le cellule di un lato del villo sono assai grosse, mentre quelle del lato opposto sono piccole. Il contenuto pure di queste cellule non è così differenziato come in quelle dell' *Oryctes*; esso si mostra generalmente denso ed ugualmente omogeneo tanto nella parte apicale, quanto nella basilare.

Il connettivo sottoepiteliare si presenta, a differenza di quello dell' *Oryctes*, molto abbondante, con fibre e cellule di varia forma e grandezza. Scorgesi soprattutto nell' interno dei villi le cui cavità occupa quasi intieramente.

Le modificazioni, che le diverse tuniche del retto subiscono verso la parte posteriore, sono affatto simili a quelle dell' *Oryctes*; solo si può notare che il numero dei villi si fa molto grande e in proporzione maggiore che nell' *Oryctes*; si possono infatti in alcune sezioni contare fin trenta e più villi. Verso la parte posteriore la tunica muscolare perde inoltre quella regolarità che aveva anteriormente e le fibre non sono più disposte secondo quella simmetria esagonale che esiste nei tratti anteriori.

Una notevole differenza, che vi è fra il tratto posteriore del retto nell' *Oryctes* e quello della *Tropinota*, sta in ciò che mentre nel primo mancano o quasi le fibre trasverse, nella seconda, benchè assai ridotte in numero e potenza, sono sempre presenti.

Il rinnovamento dell' epitelio avviene in modo identico a quello dell' *Oryctes*.

Struttura del retto nell'*Anomala* e *Cetonia*. All' origine il retto si mostra rivestito di uno strato chitinoso piuttosto fino, le cellule sono di grandezza media e tondeggianti; al disotto di esse, nello spazio lasciato libero tra i villi e le fibre muscolari, esiste una sostanza omogenea densa, che si tinge piuttosto intensamente col carminio. In essa riscontransi talvolta delle cellule, altre volte degli spazî rotondi, vuoti, ove forse erano contenute cellule libere. I muscoli dapprima sono pochi e di piccolo diametro, in seguito aumentano in numero e dimensioni.

Posteriormente lo strato chitinoso cresce notevolmente e, mentre prima la sua altezza era appena la metà od un terzo di quella

delle cellule sottostanti, in questa porzione si mostra invece tre o quattro volte più alto delle cellule matrici. La superficie della chitina, in questo tratto ove è molto spessa, si trova ricoperta da spine chitinose, le quali non sono distribuite uniformemente dappertutto, ma si mostrano disposte a gruppetti di tre o quattro. Fra le spine di piccola altezza, se ne notano qua e là altre più grosse e differenti dalle restanti anche per la forma. Esse sorgono da piccoli cercini rotondi, e per la forma generale si rassomigliano a quelle del tegumento. Sono però molto poche in confronto delle altre. Il limite posteriore ove terminano le spine della chitina è netto, e sembra altresì che il resto della chitina sia totalmente distaccato dalla sezione precedente, perchè nel limite fra la parte spinosa e la liscia, si mostra una specie di strato separatorio di diverso colore.

Procedendo ancora verso l'ano, la chitina diminuisce di spessore, i villi si mostrano meno alti, e le cellule matrici aumentano in volume. Nell' ultimo tratto (tav. 4 fig. 115) lo strato muscolare è rappresentato da una sola fibra di piccolo diametro, ma si notano alcuni fasci longitudinali. Per la presenza di fibre muscolari l'ultima parte del retto dell' *Anomala* si mostra quindi più somigliante a quella della *Tropinota* che a quella dell' *Oryctes*.

Nella *Cetonia* la porzione anteriore del retto è alquanto più ristretta e la chitina si presenta liscia. In seguito la superficie chitinosa comincia a mostrare delle spine, le quali dapprima sono assai rade, ma in seguito diventano più numerose ed in questa specie sono molto più fitte che nelle altre. Le spine sono piuttosto grossette, coniche, e volte colla loro punta verso la parte posteriore. Tra esse notansene altre maggiori, formate come quelle che si riscontrano nell' *Anomala*. Anche in questa specie le spine grosse sono piuttosto rare in confronto delle altre, e talvolta sono isolate, altre volte riunite a gruppetti di quattro, cinque ed anche più.

Come nell' *Anomala* il tratto spinoso è separato dal susseguente liscio mercè un limite netto, che si presenta come uno straterello di colore diverso dal restante.

All' esterno delle pareti del retto nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, verso la metà del segmento posteriore, si inseriscono quattro grossi muscoli, due nella faccia superiore e due nella inferiore. Questi muscoli variano di potenza nei diversi individui; così in un esemplare, mentre se ne riscontravano tre assai grossi, il quarto era molto meno sviluppato degli altri. Questi muscoli sono di forma cilindrica, o un poco

appiattiti, di diametro uguale in tutto il loro decorso. Però verso l'inserzione sul tubo rettale si dilatano assai per presentare una larga linea di attacco. L'altro punto di attacco è sulla parete del corpo e più precisamente nella superficie superiore ed inferiore del tegumento. Anche la inserzione da questo lato è piuttosto dilatata. Per la funzione loro questi muscoli si potrebber chiamare muscoli sfinteriali perchè agevolano l'uscita delle materie stercorali che si accumulano in quantità notevoli nell' ultima parte del retto, e che potrebbero difficilmente uscirne, essendo essa quasi o totalmente sprovvista di fibre muscolari[1].

La presenza di questi muscoli può servire a spiegare un fenomeno particolare notato per la prima volta da Simroth nell' *Osmoderma* e che io ho potuto rivedere nell' *Oryctes*. In questi animali avviene infatti talvolta che sotto l'influenza di forti contrazioni del corpo una parte del tubo rettale possa svaginarsi e fuoriuscire dall'ano, e poi rientrarvi.

Questo fenomeno è bene spiegato dal fatto della presenza di questi muscoli. Quando essi sono in riposo, il retto è nella sua posizione normale, ma se avviene che si contraggano energicamente, allora il retto sarà trasportato in basso, e la parete del corpo non potendo seguire questa contrazione per la presenza del sacco sempre ripieno, che la tiene tesa, il retto sarà costretto ad uscire dall' ano svaginandosi come un dito di guanto. Così la porzione terminale delle materie stercorali verrà necessariamente espulsa.

Non credo però che il meccanismo funzioni sempre in questo modo per le materie che devono essere espulse.

La funzione del retto invece deve essere la seguente: La prima parte, fortemente muscolare, serve a trasportare verso la porzione anale le materie emesse dal sacco, ed ivi la accumula; basta quindi una piccola contrazione dei muscoli dello sfintere per determinare l'uscita di parte del contenuto del retto, che non potrebbe venire espulso in altra maniera, essendo quest' ultima porzione sprovvista o quasi di fibre contrattili.

Ricerche anteriori. Sulla struttura di questa parte dell' intestino gli autori che hanno studiato le larve dei Lamellicorni dànno nozioni molto incomplete. — Lidth de Jeude fa risaltare solo la potente musculatura di cui è provvisto il retto e non fa notare le

---

[1] Dufour ha pure visto tali muscoli nel retto della larva di *Cetonia* e dice che in essa sono due. V. op. cit. pag. 176.

varie differenze specifiche nelle larve che egli ha studiato. Simroth, che riferisce al retto solo la prima parte del tubo rettale da me considerata, nota per l'*Osmoderma* che la chitina è ricoperta da spine, che i soli muscoli presenti sono i circolari, mancando affatto i longitudinali. Wertheimer per l'*Oryctes* nota che la prima parte del retto ha la chitina ricoperta da spine, mentre si è visto che solo un piccolo tratto ha queste spine, per la seconda parte egli nota una completa analogia coll' epidermide. Questa osservazione può considerarsi esatta e Simroth aveva notato anche lo stesso fatto per l'*Osmoderma*, per cui non ascrive al tubo intestinale l'ultima parte del retto. Questa ragione del Simroth non mi sembra valida, perchè, partendo dal suo concetto, non dovrebbe considerarsi come intestino tutto il proctodaeum e lo stomodaeum. Wertheimer nota una completa rassomiglianza fra la parte rettale e la esofagea dell' *Oryctes*; non sono su questo punto del suo parere, giacchè non si nota nell' esofago quella disposizione delle varie tuniche a sei settori come si è visto esistere per il retto e tale disposizione, come vedremo in seguito, è assai importante dal punto di vista filogenetico. Vi è solo somiglianza nella disposizione dei varî strati, ma questa si estende a tutto il proctodaeum paragonato collo stomodaeum.

Considerazioni generali.

Se ci facciamo a considerare i diversi tipi a cui può riportarsi l'intestino degli insetti, noi troviamo due forme estreme ben differenti. In una lo stomodaeum è pochissimo sviluppato, anzi talvolta ridotto ad uno stretto e cortissimo tubo, come avviene nelle larve dei Lamellicorni fitofagi, mentre il proctodaeum è molto sviluppato e complicato. Se d'altra parte ci volgiamo ad altre forme d'insetti, come ad es. agli Ortotteri, noi troviamo un tipo d'intestino totalmente differente, vale a dire uno sviluppo assai notevole dello stomodaeum, con apparecchi trituratori formidabili, mentre poi il proctodaeum è relativamente ridotto. E, come sempre avviene nelle forme primitive, troviamo fra i Tisanuri forme d'intestino che si possono riportare sì all' uno che all' altro tipo; sicchè mentre l'intestino del *Machilis* da una parte si avvicina a quello delle larve dei Lamellicorni, dall' altra l'intestino di *Nicoletia* e specialmente di *Lepisma* si avvicina più a quello degli Ortotteri[1].

[1] Vedere la descrizione e le figure dell' intestino di questi animali nella opera: Anatomia comparata dei tisanuri di B. Grassi. in: Mem. Accad. Lincei (4). Vol. 4. 1888. pag. 561—565. Tav. 3 fig. 33, 34 e 35.

Ma ciò che colpisce l'osservatore, non è il diverso sviluppo dei due segmenti terminali dell' intestino in insetti appartenenti a due ordini distinti, ma consiste nel vedere come l'intestino il quale è un organo, che tanto subisce le influenze della qualità di alimento e della organizzazione boccale, sia così diverso nei due gruppi d'insetti da me considerati, i quali entrambi sono fitofagi, e hanno un apparato boccale similissimo. Con tali somiglianze, anche l'intestino degli insetti di due ordini così diversi come gli Ortotteri e le larve dei Lamellicorni, dovrebbe essere foggiato in modo simile. Non posso trovare altra spiegazione per tale diversità che nel genere diverso di vita tenuto dai due gruppi di animali. Gli uni sono assai attivi, gli altri sono invece sedentarî, non si muovono che lentamente e raramente ed hanno una durata di vita assai lunga. I primi sono sempre esposti ai nemici ed hanno forse un tempo assai breve per masticare gli alimenti e vi è perciò necessità di un apparecchio che li trituri maggiormente, gli altri invece protetti da qualsiasi nemico esterno, possono comodamente masticare gli alimenti, triturarli bene coi loro potentissimi organi boccali e quindi farli entrare nel mesenteron, perchè vi agisca il succo gastrico.

D'altra parte un altro fattore per la variabilità di costituzione dell' intestino può trovarsi nella potenza di funzionare del mesenteron. Se il succo gastrico da esso segregato sarà abbondante, esso penetrerà con maggior facilità tra gli alimenti, che se fosse in piccola quantità; nel primo caso sarà necessaria una lieve triturazione, nel secondo una assai maggiore, e quest' ultima porta con sè complicazioni nel tratto antecedente del tubo digestivo come avviene negli Ortotteri.

Finora però abbiamo avuto solo la spiegazione, perchè in animali ad organi boccali simili, e che sono fitofagi, lo stomodaeum possa essere più o meno complicato. Nel proctodaeum, da quanto è ammesso dalla maggior parte degli autori, che cioè non serva se non alla espulsione degli alimenti indigeriti, non si vedrebbe una ragione di complicazioni così notevoli, come si trova nelle larve dei Lamellicorni. Abbiamo però constatato come in esse l'assorbimento avvenga nel segmento medio del proctodaeum. Non posso generalizzare questo risultato, ed ammetto che molti insetti, e tra questi forse gli Ortotteri, non assorbano nel proctodaeum, ma nel mesenteron. Allora la complicazione, che si trova nel proctodaeum delle larve dei Lamellicorni, si deve attribuire all' avere una parte di esso aquistata una funzione assorbente, cosa che non avviene in quegli insetti che hanno un proctodaeum corto e poco differenziato.

Se noi prendiamo a considerare tutte le specie di produzioni chitinose che si trovano sì nello stomodaeum (come quelle ad es. dell' ingluvie degli Ortotteri), che nel proctodaeum, troviamo che per la loro funzione possono distinguersi in tre diverse categorie: 1° in quelle cioè, che servono a triturare gli alimenti e sono i denti chitinosi e le spine di varia forma, che si trovano nell' intestino anteriore di molti insetti, 2° in quelle, che servono a ritenere gli alimenti, a cui possono riportarsi specialmente le produzioni arboriformi del sacco delle larve dei Lamellicorni, e queste si trovano nell' intestino posteriore, quando esso ha assunta una funzione assorbente, e 3° in quelle finalmente, che sono destinate a trattenere gli alimenti, vale a dire impediscono loro di tornare indietro e queste produzioni possono stare tanto nell' intestino posteriore che nell' anteriore. Non posso accettare i peli assorbenti, come il Tursini, fondandosi su esperienze nei crostacei, che il Cattaneo non ha convalidato, vorrebbe ammettere negli insetti. Le ricerche da me fatte dimostrano come i peli del sacco favoriscano l'assorbimento, ma non lo compiano essi stessi.

Tra le particolarità speciali ai due segmenti derivati dall' ectoderma, io pongo in prima linea la presenza di una cuticola chitinosa. Questa a mio credere basta a far distinguere, se una parte dell' intestino sia di origine ectodermica od entodermica. La prova microscopica spesso non è valevole, perchè la cuticola chitinosa può essere assai ridotta in spessore, può restare assai trasparente ed anche sparire nel balsamo, ed è necessaria quindi la prova chimica della sua insolubilità negli acidi e negli alcali, carattere essenziale della chitina. Senza questa, non si potrà asserire con certezza, se una cuticola sia o no di natura chitinosa. Io non so da qual concetto sia partito lo Schneider[1] per ammettere nel mesenteron tra lo strato muscolare e lo strato ipodermico connettivale uno strato di chitina.

[1] A. Schneider, Über den Darmcanal der Arthropoden. in: Z. Beiträge Breslau 2. Bd. 1887. pag. 83—84. Io mi associo completamente per questo autore a quanto di lui disse il Balbiani (Contributions à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. in: Recueil Z. Suisse Tome 2. pag. 578) a proposito dello sviluppo degli organi genitali degli insetti, vale a dire, che le sue osservazioni non possono neppure essere prese in considerazione per essere combattute. — Nel presente lavoro, egli, oltre di non aver trovato alcunchè di nuovo, ma limitandosi solo a dar nomi nuovi ed improprî a cose conosciutissime (V. p. es. il »Rüssel« = proboscide, dato alla parte anteriore dell'intestino, su cui egli tanto insiste e che era già stata ben descritta dal Dufour e da altri), cita altresì fatti falsi come quello della presenza della chitina nel mesenteron, che egli dice potersi isolare benissimo con la potassa calda. Il

Oltrechè esso non si vede al microscopio, nè colle sezioni, nè coi preparati in toto, basta, per dimostrare la sua totale assenza, la prova chimica, mettendo cioè l'intestino di un insetto nella potassa, e ben presto si vedrà che rimane diviso in due parti, di cui una corrispondente alla anteriore o stomodaeum, l'altra alla posteriore o proctodaeum, mentre la parte media è completamente sciolta.

Nello stato attuale di conoscenze noi non abbiamo nessun fatto convalidato, che ci autorizzi ad ammettere la chitina come derivata da cellule entodermiche.

Un altro carattere però, che almeno negli insetti superiori, non vale che per il proctodaeum, sta nelle sei ripiegature, che esso presenta specialmente nel retto. Si è visto che in quest' organo nelle larve dei Lamellicorni (e lo ritroveremo anche negli insetti perfetti) si ha una disposizione regolare a sei pieghe, mostranti una separazione netta l'una dall' altra di muscoli e di epitelio. Questo carattere è di grande importanza filogenetica, perchè si riscontra in quasi tutti gli ordini d'insetti finora studiati. Nei Tisanuri le ricerche del Grassi[1] hanno dimostrato che esso vi è bene accennato e negli Ortotteri il Minot[2] è pure stato colpito dal fatto di questa regolare disposizione delle pieghe rettali e di una generale simmetria esagonale in tutto l'intestino, ed aggiunge che vi si ritroverà finalmente qualche significato non sospettato. Finora però, anche là ove si trovano assai sviluppate[3], sì da farle molto protuberare nel lume rettale, non vi si è trovata ancora una reale funzione. Il Chun[4], che ne ha fatto uno studio particolare, non esprime una recisa opinione in proposito; anche il Faussek[5], che ultimamente ha studiato l'intestino di due larve di Pseudoneurotteri con speciale riguardo alle loro glandole rettali lascia a mio credere insoluta ancora la questione. Ed il Grassi[6] opina, che invece di essere le vestigia di branchie tra-

controllo a questa asserzione non è difficile a farsi e si riconosce come essa sia totalmente falsa.

[1] Op. cit. pag. 563.

[2] Histology of the Locust etc. in: 2d Rep. U. S. Ent. Comm. Washington 1880. pag. 221—222.

[3] Considero le »glandole rettali« come una differenziazione superiore delle pieghe rettali.

[4] C. Chun, Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insecten. in: Abh. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt 10. Bd. 1875. 31 pgg. 4 tav.

[5] V. Faussek, Beiträge zur Histologie des Darmcanals der Insecten. in: Zeit. Wiss. Z. 45. Bd. 1887. pag. 694—712.

[6] l. c. pag. 563—564.

cheali primitive, come crede il Gegenbaur, siano gli avanzi di pieghe primitivamente estese a tutto l'intestino posteriore.

In considerazione però di quanto si trova anche nell' intestino anteriore e medio degli insetti, specialmente inferiori, non pare improbabile che una simmetria esagonale esistesse primitivamente in tutto l'intestino degli insetti. Apparentemente ciò non sembra essere convalidato da quanto trovasi specialmente negli insetti superiori, dove nell' esofago, la valvola cardiaca si mostra composta generalmente di quattro pieghe maggiori e quattro minori, e dove nel mesenteron, come avviene nelle larve di Lamellicorni, non si possono considerare che quattro segmenti longitudinali[1].

Ma nel mesenteron abbiamo trovato che i fasci dorsale e ventrale sono composti ciascuno di due fasci, i quali, posti a distanze eguali gli uni dagli altri, darebbero coi laterali sei segmenti. Nello stomodaeum poi lo sviluppo maggiore di quattro delle prime pieghe avrebbe dato luogo a due soprannumerarie, per compensare l'effetto delle pieghe minori lasciate fra le maggiori. Perchè tali pieghe siano rimaste più fedelmente conservate nel retto che non in altre parti è facile spiegare. Il retto ha conservato sempre la sua funzione primitiva e quindi la sua costituzione è rimasta inalterata, mentre nelle altre parti dell' intestino, essendosi originati molti organi adatti a molteplici funzioni, la simmetria primitiva è rimasta alterata od è stata cancellata totalmente. Questa ipotesi viene convalidata da quanto hanno recentemente sostenuto Miall e Denny[1] collo studio del canale digestivo della *Periplaneta orientalis*. La simmetria esagonale dell' intestino è, secondo questi autori, da considerare come un effetto della disposizione anatomica del corpo; vale a dire provenendo si lo stomodeum che il proctodeum da un' invaginazione dell' ectoderma, sarebbe ritenuto in essi quell' ordinamento a sei segmenti, che si trova nel corpo degli insetti (cioè due segmenti tergali due pleurali e due sternali). A questa considerazione darebbe gran peso quello che io ho trovato nella parte anteriore del retto di queste larve, che cioè i varî fasci muscolari di ciascun segmento sono nettamente separati dagli adiacenti, come avviene appunto pei fasci muscolari di ciascuno dei sei segmenti del corpo degli insetti.

Innanzi di lasciare l'argomento dei due segmenti terminali del-

---

[1] Ciascun segmento longitudinale del mesenteron sarebbe limitato da un fascio longitudinale principale.

l'intestino, è necessario prendere in considerazione alcune teorie emesse recentemente intorno alla struttura della chitina negli insetti. Partendo da un concetto filogenetico l'Eisig[2], dopo di aver trovato in molte specie di Capitellidi la chitina con struttura fibrillare, vorrebbe estendere questo »carattere di anellidi« anche agli artropodi e, fondandosi su quanto hanno trovato alcuni autori antichi e recenti sulla chitina di alcuni insetti, è di parere che la struttura fibrillare sia forse da rinvenire in tutta la loro cuticola chitinosa. Ho voluto vedere, se si potesse trovare anche in questi Lamellicorni, la struttura fibrillare della chitina, ed a questo scopo mi sono servito dei metodi di preparazione usati dall' Eisig, vale a dire macerazione della chitina in una soluzione di potassa bollente, per 24 ore ed anche della macerazione per più mesi in bicromato di potassa, servendomi dell' intima chitinosa, sia dello stomodaeum che del proctodaeum e mai ho potuto trovare qualsiasi accenno ad una fibrillazione e tanto meno poi a quella così caratteristica a fibre incrociantesi ad angolo retto come si trova nei Capitellidi ed in altri anellidi. La chitina rimaneva sempre inalterata, come una membrana omogenea. Ho tentato anche, dopo questa macerazione, l'azione dei colori per vedere, se la disgregazione operata dal reattivo tra le supposte fibrille, avesse permesso meglio la penetrazione delle materie coloranti, ma la membrana, come sempre non prese il colore. Del resto se si pensa a quelle particolari produzioni chitinose, come quelle arboriformi del sacco, si vedrà pure che la loro forma poco si accorda con una struttura fibrillare, ma che invece possono meglio supporsi derivate da una sostanza omogenea liquida, la quale si plasma in così varie forme, per originare quelle caratteristiche produzioni.

Contro il concetto dell' Eisig si è pure levato il Leydig[3], il quale ha mostrato come vi siano svariate produzioni di chitina degli insetti, come scaglie, fina polvere etc., le quali non appoggiano certo

---

[1] L. C. Miall and Alf. Denny, Studies in Comparative Anatomy etc. 1886. — Dalla relazione del Dr. P. Mayer nel Z. Jahresbericht f. 1887 Arthr. pag. 46. (Questa citazione corrisponde alla chiamata su pag. 96.)

[2] Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel. 16. Monographie. 1887. pag. 371—373. Nelle sezioni fatte nella parte terminale del proctodaeum degli insetti perfetti di *Oryctes*, *Phyllognathus* ed *Anoxia*, la chitina mostrava la ben conosciuta striatura in senso parallelo alla superficie. Questa aveva l'apparenza fibrillare e forse, accuratamente studiata, potrà dare appoggio, per questo caso particolare, alle vedute dell' Eisig.

[3] in: Z. Anzeiger 11. Jahrg. 1888. pag. 274—279.

le vedute dell' Eisig rispetto alla costituzione di questa secrezione delle cellule ectodermali.

In quanto poi al valore istiologico da darsi alla chitina lo Schneider[1] è del parere che essa non si debba considerare come una secrezione, ma come del protoplasma trasformato, anzi egli porta così innanzi questo suo concetto, da considerare la chitina come materiale di sostegno del protoplasma cellulare. Questa idea che si accorda in parte con quanto ha sostenuto il Wertheimer, parlando dell' origine delle spine nel sacco dell' *Oryctes*, non mi sembra giusta. Quando io penso che spesso la chitina è emessa come un prodotto di secrezione qualunque, da glandole particolari, come quelle che formano l'involucro alle uova di molti insetti, non posso fare a meno di non considerarla, anche quando funziona da strato protettivo alle cellule ectodermiche, se non come una secrezione particolare del protoplasma, e non come il protoplasma stesso. Questo concetto è anche sostenuto dal Leydig, il quale vuole che alla formazione della chitina prenda parte sì lo spongioplasma che lo jaloplasma della cellula secernente. Non posso però accordarmi con le vedute assai originali di quest' ultimo autore, quando tenta di paragonare la chitina colla sua matrice al connettivo di un vertebrato. Seguendo il ragionamento del Leydig verremmo a perdere le nozioni fondamentali della distinzione dei tessuti fra loro. La chitina si può considerare come una cuticola di qualunque epitelio; si differenzia solo dalle altre cuticole per una maggiore resistenza agli agenti chimici; ma questa differenza di costituzione chimica non ci deve far perdere di vista il suo vero valore istiologico.

Nè l'esame istiologico nè le ricerche fisiologiche ci conducono finora ad ammettere che i cechi del mesenteron siano la sede di una secrezione speciale, molto differente da quella che dànno le altre cellule epiteliali del restante del mesenteron. Io credo che essi possano considerarsi come parti specializzate del mesenteron per dare una secrezione regolare, specialmente per equilibrare quella generale, che avviene nel mesenteron. Nella cavità generale di questo le cellule, oltrechè essere molto attive per il continuo contatto col materiale alimentare, sono anche molto sciupate dal continuo passaggio e pressione di questo, ed il rinnovamento non può essere così pronto da poter far funzionare le nuove cellule non appena che le vecchie siano state distrutte. E per regolare il continuo efflusso del succo dige-

[1] l. c. pag. 83.

stivo si sono originate queste estroflessioni, nelle quali il materiale alimentare allo stato normale non può entrare, perchè è ravvolto da un denso strato di muco, che impedisce all' alimento di esser lasciato libero e poter penetrare anche nei cechi. Essi sono, a quanto pare, una formazione molto primitiva, perchè si riscontrano fra i Tisanuri e negli Ortotteri. La condizione superiore è quella che permette ad una gran parte dell' epitelio secernente di non subire le influenze del materiale alimentare e riscontrasi ad esempio nel tubo digestivo di molti Lamellicorni coprofagi allo stato d'insetto perfetto[1]. Il solco ventrale delle larve di molti Lamellicorni fitofagi, come lo mostra anche lo stato delle cellule epiteliali che lo tappezzano, rispetto a quelle del restante del lume intestinale, deve essere pure originato per proteggere l'epitelio secernente. E perchè la larva possa ingerire molto alimento senza che il suo corpo debba risentirne un effetto nocevole, il fascio longitudinale ventrale non si è allungato e non permette quindi una totale estensione in lunghezza del mesenteron, cosa che obbligherebbe la larva piuttosto che a stare nella sua posizione normale curvata, ad una rettilinea. Ed in ciò devesi trovare la spiegazione di quanto avviene nelle larve di *Cetonia*, ove la locomozione per la curvatura del corpo (prodotta in parte dal muscolo ventrale del mesenteron) non può più farsi per la parte ventrale dell' animale, ma si esegue per la dorsale. Ed infine a causa di questa organizzazione del secondo segmento del mesenteron, si è prodotto un notevole accrescimento del terzo segmento, vale a dire che l'effetto è stato di accrescere la superficie secernente il succo gastrico.

Fra le considerazioni che si possono trarre dalla presenza dei muscoli lisci nella tunica del mesenteron delle larve da me studiate, alcune hanno un interesse affatto generale, altre invece si riferiscono ad una questione speciale.

Si crede generalmente, anche dai più accreditati istiologi, che negli artropodi e principalmente negli insetti, la fibra muscolare striata sia l'unico elemento del tessuto muscolare che si rinvenga nel loro organismo, in contrapposizione al tipo dei molluschi ed a quello dei vermi in cui il tessuto muscolare è formato principalmente da elementi lisci[2]. Ma sì nei molluschi, che nei vermi, ricerche an-

[1] Léon Dufour, Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. in: Ann. Sc. N. (1) Tome 3. 1824. pag. 232—234.

[2] Si veda Frey, Traité d'histologie pag. 314, e Ranvier, Leçons d'anatomie générale etc. Paris 1880. pag. 421.

tiche[1] e recenti[2] hanno dimostrato esservi forme che posseggono anche elementi striati, mentre invece si continua a sostenere anche oggidì e persino da coloro che si occupano della fina istiologia del tessuto muscolare e della sua distribuzione nei varî tipi del regno animale, che negli artropodi e massime negli insetti, non si è rinvenuto ancora alcun elemento muscolare liscio[3]. Ed altri non solo questa differenza vorrebbero riscontrare nei diversi tipi, ma anche vorrebbero vedere nell' interno della fibra una disposizione totalmente differente nelle fibrille ed hanno emesso l'ipotesi che nei cordati e negli artropodi le fibrille oltre che essere sempre striate, sono parallele all' asse longitudinale della fibra, mentre che nei vermi e nei molluschi sarebbero liscie e ravvolte costantemente a spira[4].

Tali opinioni, fondate specialmente sopra un' imperfetta conoscenza della letteratura sull' argomento, non possono essere sostenibili, giacchè negli artropodi e specialmente negli insetti, molti autori che si sono occupati dell' istiologia di questi animali hanno visto e dichiarato che talvolta in essi trovansi delle fibre muscolari liscie. Tra i principali e più recenti si può citare infatti il Sedgwick Minot[5], che nella tunica muscolare del mesenteron di due Ortotteri, il *Caloptenus* e l'*Anabrus*, ha trovato dei muscoli lisci e ripete più volte questa dichiarazione apertamente: »Besides the striated muscles there are also smooth fibres to be found around the intestine«. e nella descrizione della tunica muscolare di quest' ultimo dice »If my supposition as to their nature is correct, there are two layers of unstriated

[1] Vedasi Lebert, Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés etc. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 13. 1850, pei vermi pag. 176—177 e pei molluschi lamellibranchi pag. 165—168.

[2] Confrontare pei vermi tra gli altri W. Haswell, Structure of Glandular Ventricle of *Syllis*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26. 1886. pag. 474; C. Emery, Intorno alla muscolatura liscia e striata della *Nephthys scolopendroides*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 7. Bd. 1887. pag. 375, e per i molluschi R. Blanchard, A propos des muscles striés des mollusques lamellibranches. in: Bull. Soc. Z. France Tome 13. 1888. pag. 48; idem, Sur la structure des muscles des mollusques lamellibranches. ibid. pag. 74, e H. Fol, Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers invertébrés. in: Compt. Rend. Tome 106. 1888. p. 1178.

[3] Fol nel lavoro testè citato dice per gli artropodi: »on n'a pas à ma connaissance rencontré jusqu'à présent une seule fibre musculaire lisse«.

[4] Si confronti a questo riguardo un lavoro di Roule in appoggio alle idee del Fol. in: Compt. Rend. Tome 106. 1888. pag. 872.

[5] Histology of the Locust and of the Cricket. in: 2d Rep. U. S. Ent. Comm. Washington 1880. pag. 195 e 214. Oltre che nell' intestino questo autore ha trovato fibre liscie anche nell' utero; v. pag. 202.

muscles«. Il WITLACZIL[1] nel descrivere la costituzione dei muscoli delle *Psylla* (Rhynchota) dice di aver trovato anche fibre muscolari liscie, che egli inoltre figura. Anche il LIST[2] descrive alcuni muscoli di una cocciniglia come lisci, anzi egli aggiunge: »Die Muskeln des Integumentes machen, wenn man sie frisch an Stücken beobachtet, den Eindruck, als hätte man es mit gewöhnlich fibrillärem Bindegewebe von Wirbelthieren zu thun.« Nè basta; anche l'EIMER[3] afferma di aver trovato da molti anni nella larva di mosca delle fibre liscie tra i muscoli pettorali e l'HAYCRAFT[4] vide un preparato del KLEIN mostrante le fibre muscolari di un insetto affatto liscie. Per quanto si riferisce poi alle larve di Lamellicorni, quegli autori che ne hanno studiato la costituzione istiologica, non ne fanno parola, e forse partendo da un preconcetto le ritengono striate. Ma il SIRODOT[5], un osservatore assai accurato, nel disegnare a forte ingrandimento le fibre della tunica del mesenteron di *Oryctes nasicornis* (insetto perfetto), le figura totalmente liscie.

Da quanto ho qui riportato e che si riferisce ai soli insetti, si vede che non sono mancate da molti autori constatazioni di fibre muscolari liscie. Per i crostacei, fra gli antichi autori, il LEYDIG, nel suo trattato d'istiologia comparata, cita alcuni casi della presenza di muscoli lisci nel sistema digerente, fatto convalidato dal CATTANEO[6], uno degli investigatori più recenti, il quale, nell' intestino e nello stomaco del *Palinurus vulgaris*, ha trovato fibre muscolari liscie. Per cui anche per gli artropodi si deve considerare il tessuto muscolare striato come assai generale, ma però non mancano in questo tipo le fibre muscolari liscie, come fino ad ora si riteneva.

Io non credo inoltre che tutte quelle fibre, che, specialmente negli artropodi, sono state descritte come striate, siano realmente tali; spesso vengono chiamate e figurate come fibre striate anche quelle che presentano una striatura trasversa molto irregolare e che non presentano alcuno dei caratteri proprî delle fibre striate tipiche.

---

[1] Die Anatomie der Psylliden. in: Zeit. Wiss. Z. 42. Bd. 1885. pag. 581—582. tav. 21 fig. 29—31.

[2] *Orthezia cataphracta* Shaw. Eine Monographie. ibid. 45. Bd. 1886. pag. 27—29. tav. 2 fig. 23—28.

[3] Die Entstehung der Arten. Jena, G. Fischer. 1888. pag. 354.

[4] Cause of striation of voluntary muscular tissue. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 21. 1881. p. 320.

[5] l. c. tav. 13 fig. 1.

[6] Sulla struttura dell' intestino dei crostacei. in: Atti Soc. Ital. Sc. N. Milano Vol. 30. pag. 19 del estratto.

Spesso, nella fretta di una descrizione di un organo, è bastato di aver visto un qualsiasi accenno di striatura trasversa, per chiamare quelle fibre striate e non liscie. In tale inganno sono caduti (e si è riconosciuto l'errore) anche istiologi, che hanno fatto sulla fibra striata studî particolareggiati[1] e si vorrà facilmente ammettere che in esso siano caduti anche coloro, che hanno dato descrizioni istiologiche di organi più o meno complicati. Se però, per non intricar la questione, si vorrà dare il significato di fibre striate solo a quelle, che presentano una alternanza di regolari zone chiare e scure e che contengono nel centro della zona chiara la stria di Krause, oggidì generalmente ammessa[2], si vedrà che molte di quelle fibre, a cui fino ad ora si è dato il nome di striate, non possono averlo più. E sarebbe del resto assai strano a volersi ostinare a chiamare con tal nome, anche quegli elementi, che non corrispondono colla loro struttura alla definizione, che si è concordi nel dare alla fibra striata.

Le false striature trasverse, che si riscontrano frequentemente nei muscoli lisci di molti animali[3], possono essere dovute a cause molto diverse. Alcune volte nella contrazione il sarcolemma si ripiega regolarmente in tutta l'estensione della fibra, altra volta sono le fibrille, che mostrano tali ripiegature ed in altri casi invece sotto l'azione di

[1] Per citarne talune ad esempio: nelle oloturie tra gli echinodermi J. Müller, v. Siebold e Valentin credevano di aver dimostrato l'esistenza di fibre striate, mentre le ricerche ulteriori e specialmente quelle di Quatrefages ed Hamann dimostrarono che quelle fibre erano liscie e mostravano una striatura solo per effetto della contrazione. Anche per i molluschi Rud. Wagner, Margó, Schwalbe, Reichert ed altri avevano descritto come striate fibre, che poi furono riconosciute liscie. E lo stesso potrebbe dirsi per le fibre di altri animali appartenenti a diversi tipi.

[2] »L'existence de la ligne de Krause nous semble hors de doute«. Frey l. c. p. 324.

[3] Confrontare G. R. Wagener, Über die Muskelfaser der Evertebraten. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1863. pag. 211—233. Il Marshall dice pure che una falsa striatura può esser causata nei muscoli lisci anche da uno stato di contrazione massima. Essa si incontra occasionalmente in alcune fibre di *Echinus, Sanguisuga* etc., e perciò tali fibre da alcuni sono state descritte come striate (Observations on the structure and distribution of striped and unstriped Muscle. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 28. 1887. pag. 75). L'Hamann crede inoltre che i muscoli di certe attinie che taluni descrissero come striati, avevano quell' apparenza in seguito all' azione di reagenti. Egli descrive i muscoli di quegli animali come affatto lisci. (Organismus der Hydroid-Polypen. Jena 1882. pag. 20.) Per le Najadi recentemente Apáthy ha dimostrato la stessa cosa. (Studien über die Histologie der Najaden. in: Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887. pag. 627—628.)

diversi reagenti le fibrille si modificano in punti diversi più o meno regolarmente. Però queste false striature si riconoscono assai facilmente, per distinguere una fibra così modificata da un' altra veramente striata. In primo luogo le fibrille di quest' ultima sono così ben giustaposte e tanto strettamente unite fra di loro, che le diverse zone della stessa fibra sono tutte o quasi allo stesso livello e le varie fibrille non vi si riconoscono; mentre sempre si vede, nelle fibre falsamente striate, specialmente in quelle, nelle quali la striatura è dovuta a modificazioni delle fibrille, una struttura fibrillare molto netta. In secondo luogo le zone delle vere fibre striate sono sempre molto regolari si in altezza, che in direzione, mentre quelle delle fibre che mostrano una falsa striatura, sono di varia dimensione ed hanno direzioni molto irregolari.

Siccome però a queste fibre non si adatta neppure la definizione generale, che si dà alle vere fibrocellule liscie dei muscoli della vita vegetativa dei vertebrati ed a quelle dei molluschi, così sono di parere che dopo uno studio accurato che verrà fatto su esse, dovrà stabilirsi una terza categoria di fibre muscolari, forse intermedia nelle proprietà fisiologiche ed istiologiche a quelle delle due categorie ora esistenti e che molto probabilmente servirà da termine di passaggio tra le due categorie estreme.

L'altra questione, speciale per gli insetti, è stata per la prima volta, credo, messa innanzi dal Minot[1]. Egli nel tracciare le caratteristiche del mesenteron, accenna alle differenze essenziali, che vi si potrebbero riscontrare dalle altre due divisioni dell' intestino e che potrebbero essere le seguenti: 1° il suo carattere glandolare, 2° la presenza di una cuticola delicata, probabilmente non chitinosa, 3° i muscoli lisci. Lasciando stare le prime due caratteristiche, le quali ora non ci riguardano, si vede che le mie ricerche sulle larve dei Lamellicorni vengono a convalidare per le fibre muscolari, quanto egli ha suggerito dall' osservazione dei due ortotteri. Avevo in animo di estendere le mie ricerche al mesenteron di tutti gli ordini degli insetti, ma ben presto ho dovuto convincermi che un esame minuzioso mi avrebbe tratto assai in lungo. Non posso tacere però che le fibre del mesenteron del *Decticus albifrons* (Ortottero) si mostravano costituite in modo affatto simile a quelle delle larve di Lamellicorni. Ciò sarebbe in opposizione a quanto asserisce il Frenzel[2], il

[1] Minot l. c. p. 221.

[2] Über den Mitteldarm der Insecten. in: Arch. Mikr. Anat. 26. Bd. 1885.

quale, in un lavoro generale sul mesenteron degli insetti, dice che la muscolatura di quest' organo è affatto striata.

Se le ricerche ulteriori giungeranno a generalizzare questi fatti e se si terrà conto di quanto ho esposto precedentemente, vale a dire da qual punto di vista devonsi classificare le fibre muscolari e quali si devono ritenere come fibre striate tipiche, si giungerà forse alla conclusione che le fibre muscolari del mesenteron negli insetti sono totalmente diverse da quelle del proctodaeum e dello stomodaeum, e quindi che i muscoli derivati dalla lamina splancnica del mesoderma, negli insetti, come nei vertebrati, sono in gran parte differenti da quelli della somatica.

In quanto alle altre due caratteristiche proposte dal Minot (e già ammesse prima di lui da molti altri autori) per una distinzione fra il mesenteron e le altre due parti dell' intestino degli insetti, cioè il suo carattere glandolare e la presenza di una cuticola probabilmente non chitinosa, la cosa può fino ad un certo punto essere vera. Il negare totalmente il carattere glandolare alle altre due parti dell' intestino non si può estendere a tutti gli insetti, sebbene questo carattere valga assai bene per le larve dei Lamellicorni.

Le glandole salivari mostrano infatti che nello stomodaeum vi è pure una secrezione, e come il Sirodot pel primo ha dimostrato, essa invece di essere localizzata ad organi particolari, può esistere sparsa per tutto il decorso dello stomodaeum, e può esserci quasi uno strato di glandole unicellulari, che compiano l'ufficio di emettere un succo analogo alla saliva[1] (*Oryctes*, insetto perfetto). Anche nel proctodaeum può esistere un simile strato, come il Leydig[2] ha trovato, di cellule uguali per forma a quelle dello stomodaeum, alle quali, siccome sono più numerose nella cloaca, egli dette il nome di glandole cloacali. Anche esse sono molto sparse fra gli insetti.

Quindi non rimane forse come distinzione assoluta, l'assenza di uno strato di chitina nel mesenteron. Ma resta a determinare se a ciò, che si scorge al disopra delle cellule epiteliali del mesenteron debba darsi il valore di cuticola con pori-canali, ovvero se si debba ritenere come un rivestimento di ciglia, come sostiene il Frenzel[3].

pag. 243. Questo autore non conosceva a quanto pare il lavoro del Minot e si può dire che del mesenteron non curò che l'epitelio, tralasciando ogni altro tessuto, od appena appena accennandolo.

[1] l. c. pag. 172—179.

[2] Zur Anatomie der Insecten. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1859. pag. 40—43.

[3] l. c. pag. 280—287.

Questo rivestimento, osservato nell' epitelio conservato con sublimato e preparato col metodo delle sezioni, talvolta apparisce come una cuticola, altra volta invece ha somiglianza con ciglia. Ma se invece si osservano cellule isolate a fresco, allora si vede che esso veramente è costituito da ciglia, che si muovono assai lentamente ed il cui ufficio è forse di contribuire alla progressione del contenuto intestinale. Esse non sono flessibili ma rigide. Io credo che la divergenza di opinioni su questo proposito sia derivata appunto dallo avere alcuni autori limitate le loro osservazioni ai preparati fissati, trascurando l'osservazione a fresco.

Non ho mai trovato in tutta l'estensione del tubo digerente di queste larve un sol nucleo che si dividesse per cariocinesi. Questo si accorda pel mesenteron colla legge generale formulata dal Frenzel, il quale ha detto che tanto le cellule cilindriche, quanto le cellule mucose sferiche si propagano sempre per divisione diretta e che soltanto spesso le cellule specifiche glandolari delle cripte si propagano per cariocinesi, legge convalidata anche dalle ricerche del Faussek. Nelle cripte glandolari di queste larve però non ho nemmeno osservato alcuna fase cariocinetica. La grande rarità o se vogliamo dire, come per questo caso, la completa assenza di cellule in divisione indiretta, si collega abbastanza bene con quanto mostrano le cellule dell' entoderma di *Peripatus* e ci fa pensare ad un carattere filogenetico, conservato anche nelle forme superiori; infatti come risulta dagli studî del Sedgwick[1], è quasi caratteristico nello sviluppo del *Peripatus* che i nuclei dell' entoderma, eccetto quelli vicini alle labbra del blastoporo, non mostrano mai figure cariocinetiche e perciò dividonsi direttamente. Se potrà estendersi inoltre quanto ho già trovato per lo stomodaeum ed il proctodaeum di queste larve anche per gli altri insetti, si potrà forse stabilire che pure le cellule di queste parti del tubo digerente, come la maggior parte di quelle del mesenteron, si propagano per divisione diretta, e la supposizione non sembra improbabile[2]. È degno di nota però il fatto da me riscontrato nell' epitelio del sacco, ove nuclei, che mostravano chiaramente il reticolo di riposo del Flemming, si trovavano in una fase assai avanzata di divisione diretta. È da concludere quindi che mentre l'appellativo di reti-

[1] A. Sedgwick, Development of the Cape species of *Peripatus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 28. 1887. pag. 483.

[2] Siccome attualmente alcuni mettono in dubbio l'esistenza della divisione diretta dei nuclei, vedasi, oltre il lavoro già citato del Bellonci, anche quello più recente del Platner. in: Arch. Mikr. Anat. 33. Bd. 1889. pag. 145—149.

colo di riposo valga assai bene a mostrare lo stadio cinetico della sostanza cromatica, quando le cellule mostrano la divisione indiretta, non possa applicarsi con altrettanta giustezza alle cellule, che si propagano per divisione diretta: qui mentre la sostanza cromatica ha quella forma, il nucleo può trovarsi in divisione.

Eccetto che nelle cellule del mesenteron degli insetti, io non conosco altri elementi di invertebrati, nel cui nucleo siansi trovati dei cristalloidi; e siccome essi trovansi non nei nuclei di cellule funzionanti ma in quelle in via di disfacimento, così ho ammesso che essi siano sostanze nucleari regredite e quindi rappresentino materiali da espellere. È un fatto questo abbastanza diverso da quello, che si osserva nelle piante, dove le ultime ricerche del Leitgeb[1] hanno mostrato che i cristalloidi contenuti nei nuclei della *Lathraea squamaria*, *Utricularia*, *Pinguicula*, *Galtonia candicans* ed altre, servono come materiale di riserva e sono utilizzati in ulteriori processi vegetativi. In quanto alla loro costituzione io penso che essi siano originati solo dalla sostanza acromatica del nucleo e non dalla filare o cromatica, perchè mostrano di avere poca o punta affinità colle materie coloranti, come succede appunto per la sostanza acromatica.

Mi si permettano qui infine alcune brevi osservazioni in risposta alle idee espresse recentemente da un distinto zoologo italiano[2], nella prefazione ad un' opera sull' origine degli insetti.

Egli ha detto che sarà pienamente soddisfatto, se le idee da lui espresse susciteranno un po' di discussione, che a suo parere è ormai diventata necessaria. Ed è per soddisfare questo giusto desiderio, che mi sono indotto ad esporre le mie osservazioni.

Nel metodo di studio, che vorrebbe oggidì introdotto nella scienza, egli esprime il parere che tutti dovrebbero limitarsi a studiare le forme semplici »per ricostruire l'albero genealogico degli animali e dei vegetali« ed anche perchè »chi si limita a studiare le forme più complesse potrà forse fornire la base a problemi fisiologici ma non risolverà mai le questioni morfologiche«.

Io credo che questo metodo non sia applicabile, nello stato attuale della scienza, indistintamente a tutte le forme, e, nel caso

---

[1] in: Mitth. Bot. Inst. Graz 1. Bd. 1886. pag. 113—122 (da una relazione in: Journ. R. Micr. Soc. 1887. pag. 255—256).

[2] V. Grassi l. c. pag. 543—550.

degli animali, esso possa seguirsi con profitto ad es. nei vertebrati, mentre che per gli artropodi ancora non sia conveniente di farlo.

E mi spiego. Dei primi noi abbiamo vaste e precise cognizioni riguardo all' anatomia, alla fisiologia, all' embriologia, alla paleontologia, alla distribuzione geografica etc., mentre che dei secondi le cognizioni, che possediamo sono scarsissime ed anche quelle poche non sono ancora bene assodate. Dei primi trovato il punto di partenza, lo studio della filogenia potrà quindi essere utile, dei secondi invece, ancorchè sia provato che le forme assai semplici, sulle quali vorrà farsi lo studio, siano i veri capostipiti del gruppo, io sono di parere che il voler tentare una filogenia, per quanto grossolana, sia ancora cosa prematura.

Come potremo ad esempio dare un gran valore ad un organo, se di questo poi non sapremo l'intiera evoluzione che ha nel gruppo? E certo nessuno potrà asserire che il tipo degli artropodi sia uno fra i meglio studiati, anzi è ad esso che mi pare possa calzare a capello la frase dello stesso autore, vale a dire ove »intiere classi sono state appena appena sfiorate«.

E con sì scarse cognizioni il voler fare gli studî solo su forme semplici per poi ricostruire la filogenia dei gruppi da esse derivati, mi sembra che si voglia preferire di camminare a tentoni, piuttosto che proceder sicuri, non essendo le attuali ricerche così estese da poter permettere di fare con precisione la morfologia delle varie classi.

Quindi per ora vorrei che piuttosto di studiare sempre forme semplici, si debbano ricercare sì queste che le più evolute, e conosciute bene queste ultime, si possa dopo con qualche probabilità cercare di fare la morfologia del gruppo per stabilirne la filogenesi, prendendo appunto per base le forme riconosciute semplici. Con ciò voglio anche far notare l'assoluta dipendenza che vi è nello studio delle forme estreme, in modo tale da poter asserire con sicurezza che, come uno, che studia le forme evolute non potrà mai risolvere questioni morfologiche se non tien d'occhio le forme semplici, così anche tali questioni non potranno mai essere sciolte da chi studia solo le forme semplici senza porle in relazione colle più evolute.

Spiegazione delle figure[1].

Lettere comuni alle figure.

a esofago.
b primo segmento del mesenteron.
c secondo segmento del mesenteron.
d terzo segmento del mesenteron.
b' prima fila di cechi del mesenteron.
c' seconda fila di cechi del mesenteron.
d' terza fila di cechi del mesenteron.
e tenue.
f sacco.
g retto.
h solco ventrale del mesenteron.
i fascio laterale principale del mesenteron.
k fascio dorsale principale del mesenteron.
l fascio ventrale principale del mesenteron.
m parete terminale anteriore del mesenteron.
aa areole di assorbimento.
ac boccuccia di una cellula caliciforme.
ca cellule ameboidi del connettivo mioideo.
cc cuticola chitinosa.
cd cellule degenerate.
cg cellule funzionanti del mesenteron.
cm cellule matrici del mesenteron.
co cellule ordinarie dello stomodaeum.
cs cellule maggiori dello stomodaeum.
ep epitelio.
fg follicoli gastrici.
fl fibre muscolari longitudinali.
fm fibre del connettivo mioideo.
ft fibre muscolari trasversali.
nc nucleo.
nd nuclei degenerati.
pa produzioni arboriformi.
rs rialzo terminale dello stomodaeum.
rt rialzo terminale del proctodaeum.
si sostanza intercellulare.
tr trachea.
vl vasi malpighiani laterali.
vm vasi malpighiani mediani.

Tavola 1.

Fig. 1. Tubo digerente della larva di *Oryctes nasicornis* di grandezza naturale. L'intestino è preparato disteso e veduto dalla parte laterale ventrale (Vedi pag. 4).
- 2. Tubo digerente della larva di *Anomala* di grandezza naturale, così ripiegato come trovasi nell' interno dell' animale. (*c'*) rappresenta il luogo corrispondente alla fila media dei cechi (v. pag. 10).
- 3. Tubo digerente della larva di *Tropinota* di grandezza naturale e visto dalla faccia ventrale (v. pag. 9).
- 4. Sezione trasversa dell' esofago di *Oryctes* nel tratto medio (v. pag. 14).
- 5—7. Vari aspetti dell' epitelio dell' esofago di *Oryctes nasicornis*: nella figura 5 sono soltanto cellule piccole; nella figura 6 si vedono le cellule grosse tra le ordinarie; nella figura 7 vi sono soltanto cellule grosse e le piccole molto ridotte (v. pag. 15).
- 8. Sezione trasversa di esofago di *Oryctes nasicornis* nel terzo inferiore (v. pag. 14).
- 9. Sezione longitudinale della valvola cardiaca di *Phyllognathus silenus* (v. pag. 17).
- 10. Sezione trasversa nel tratto medio dell' esofago di *Anomala* (v. pag. 14).
- 11. Sezione trasversa nella parte inferiore dell' esofago di *Anomala* (v. pag. 15).

[1] Quando non è espressamente dichiarato altrimenti, la figura è disegnata da un preparato permanente.

Fig. 12. Tunica muscolare del secondo segmento del mesenteron di *Phyllognathus* nella parte laterale ventrale (v. pag. 26).
- 13. Disposizione delle fibre della tunica muscolare del secondo segmento del mesenteron di *Oryctes* nella faccia laterale (v. pag. 25).
- 14. Disposizione nella faccia dorsale (v. pag. 25).
- 15. Un follicolo gastrico del mesenteron di *Oryctes* (v. pag. 40).
- 16. Tunica muscolare del secondo segmento del mesenteron di *Tropinota* nella parte laterale ventrale (v. pag. 31).
- 17. Costituzione e disposizione delle fibre trasverse del solco ventrale mediano di *Tropinota* (v. pag. 32).
- 18. Tunica muscolare del secondo segmento del mesenteron di *Anomala* in corrispondenza della parte mediana ventrale posteriore (v. pag. 31).

Tavola 2.

- 19. Sezione trasversa del mesenteron di *Phyllognathus* nel secondo segmento (v. pag. 21).
- 20. Sezione trasversa di un rialzo del solco ventrale mediano del mesenteron di *Oryctes* (v. pag. 41).
- 21. Sezione del tessuto mioideo di *Phyllognathus* (v. pag. 44).
- 22. Sezione longitudinale di un rialzo del solco ventrale mediano di *Phyllognathus* (v. pag. 44).
- 23. Una gabbia del tessuto mioideo di *Tropinota* (v. pag. 44).
- 24—28. Varie forme di gabbie del tessuto mioideo di *Phyllognathus* (v. pag. 42—44). A pag. 42 linea 27 invece di fig. 8 leggasi fig. 28.
- 29. Cellule del tessuto mioideo di *Phyllognathus* coi loro prolungamenti variamente trasformati (v. pag. 44).
- 30. Gabbia di *Oryctes* da una preparazione a fresco (v. pag. 43).
- 31. Altra forma di gabbia di *Oryctes* da una preparazione a fresco e vista a più forte ingrandimento di quella della figura precedente (v. pag. 43).
- 32. Fibra del tessuto mioideo di *Phyllognathus* in parte liscia, in parte striata. Le zone scure della striatura escono fuori dei limiti laterali della fibra. Nell' interno di essa trovasi un nucleo ed all' esterno è in relazione con una cellula ameboide. Da una preparazione a fresco (v. pag. 42).
- 33. Forma di una gabbia di *Tropinota* a fresco, col nucleo e colle fibre quasi liscie (v. pag. 43).
- 34. Tre fibre regolarmente striate partenti da un nucleo. Dal tessuto mioideo a fresco del *Phyllognathus* (v. pag. 42).
- 35. Fibra del tessuto mioideo di *Oryctes* mostrante le sue ramificazioni e la relazione con una cellula. Da una preparazione a fresco (v. pag. 42).
- 36. Fibra di *Oryctes* a fresco, parte liscia, parte striata, di grossezza varia nel suo decorso (v. pag. 42).
- 37. Fibra di *Oryctes* con striature di grossezza irregolare; a destra si vede la stessa fibra mostrante l'inversione di luminosità col variare del foco del microscopio. Da una preparazione a fresco (v. pag. 43).
- 38. Altra fibra di *Oryctes* con striatura quasi regolare ed assai intensa. Da una preparazione a fresco (v. pag. 42).
- 39. Ramificazioni di una fibra di *Phyllognathus*. Da una preparazione a fresco (v. pag. 42).
- 40. Fibra di *Tropinota* a fresco, parte liscia, parte striata (v. pag. 42).

Fig. 41. Una cellula del tessuto mioideo di *Tropinota*, a fresco, con prolungamenti totalmente lisci (v. pag. 43).
- 42. Anastomosi dei prolungamenti di varie cellule del tessuto mioideo di *Tropinota* (v. pag. 43, 45).
- 43, 44. Altre forme di cellule del tessuto mioideo di *Tropinota* con prolungamenti parte lisci, parte striati; alcuni grossi altri fini (v. pag. 43, 45).
- 45. Una cellula con prolungamenti parte lisci, parte striati del tessuto mioideo di *Cetonia* (v. pag. 43, 45).
- 46. Fibra muscolare della tunica del mesenteron di *Oryctes* (v. pag. 36).
- 47. Fibre muscolari del mesenteron di *Oryctes* dopo l'azione prolungata dell' acqua (v. pag. 36).
- 48. Fibra parte liscia, parte mostrante un accenno di striatura, della tunica muscolare del mesenteron di *Phyllognathus*. Da una preparazione a fresco (v. pag. 36).
- 49. Fibra muscolare del mesenteron di *Phyllognathus* tutta irregolarmente striata. Da una preparazione a fresco (v. pag. 36).
- 50. Fibra irregolarmente striata del mesenteron di *Oryctes* (v. pag. 36).
- 51. Fibra muscolare del mesenteron di *Phyllognathus* colla terminazione di un nervo (v. pag. 36).
- 52. Fibra del fascio principale ventrale del mesenteron di *Oryctes*. Una diramazione mostra il contenuto interno striato; nel punto di ramificazione vi è una membrana con un nucleo (v. pag. 37).
- 53. Una fibra connettivale ramificantesi del fascio longitudinale ventrale di *Oryctes* (v. pag. 38).
- 54. Una fibra connettivale del fascio longitudinale ventrale di *Phyllognathus*, con un nucleo nell' interno (v. pag. 38).
- 55, 56. Due fibre connettivali del fascio ventrale mediano di *Oryctes* mostranti varî accenni di ripiegamenti regolari (simulanti striature) della membrana ed il mutamento di diametro (v. pag. 38).
- 57. Una fibra connettivale con un nucleo nella parte ingrossata e con un contenuto mostrante una striatura. Dal fascio ventrale mediano di *Oryctes* (v. pag. 38).
- 58. Un' altra fibra dello stesso animale presa nello stesso organo, mostrante il contenuto in parte liscio ed in parte striato ed un nucleo nella parte ingrossata (v. pag. 38).

Tavola 3.

- 59. Cellule del fascio ventrale adiacenti fra loro; quelle estreme mostrano prolungamenti sia liberi, sia anastomizzati con quelli delle cellule estreme di un' altra serie. *Oryctes* (v. pag. 38).
- 60, 61. Trasformazione in fibrille della parte periferica delle cellule. *Oryctes* (v. pag. 39).
- 62. Sezione trasversa delle cellule così trasformate. *Oryctes* (v. pag. 39).
- 63, 64. Fibre muscolari striate terminantesi a ventaglio. Dal fascio ventrale principale dell' *Oryctes* (v. pag. 37).
- 65. Sezione longitudinale della parte mediana del solco ventrale di *Oryctes* (v. pag. 21, 22, 65).
- 66. Cellule dell' epitelio del mesenteron di *Anomala*. Le cellule matrici sono molto sviluppate. Le adulte hanno l'estremità ripiena di succo, una fra esse protubera per emettere una porzione (v. pag. 48).

Fig. 67. Sezione trasversa del solco di *Oryctes* dove mancano le fibre muscolari. (Nella figura se ne vede solo la metà ed il connettivo del rialzo non è stato disegnato.) (V. pag. 49)
- 68. Parte di cellula epiteliale che si distacca per segregare il suo contenuto, dal mesenteron di *Anomala* (v. pag. 49, 50).
- 69. Epitelio del mesenteron di *Anomala*. Le cellule sono in disfacimento; i nuclei sono quasi privi di cromatina, sono meno colorati del corpo cellulare ed hanno perduto la forma sferica primitiva (v. pag. 49).
- 70. Una cellula caliciforme dell' epitelio del mesenteron di *Phyllognathus* (v. pag. 48).
- 71. Epitelio dei rialzi ventrali di *Oryctes* colle cellule quasi vuote e coi nuclei contenenti grossi cristalloidi (v. pag. 51).
- 72. Forme di cristalloidi dei nuclei di *Oryctes* (v. pag. 52).
- 73. Varie forme di cristalloidi nei nuclei di *Oryctes*. Da una preparazione a fresco (v. pag. 52).
- 74. Cellula dell' epitelio del mesenteron di *Oryctes* a fresco (v. pag. 47).
- 75. Porzione distaccata da una cellula del primo segmento del mesenteron di *Oryctes* contenente nel suo interno un ammasso di cristalloidi (v. pag. 51).
- 76. Pezzi distaccati di cellule del mesenteron di *Oryctes*. Uno fra essi ancora ritiene il peduncolo. Il loro contenuto ha aspetto differente (v. pag. 50).
- 77. Terminazione del mesenteron nel proctodaeum nell' *Oryctes*. Sezione longitudinale comprendente i due organi (v. pag. 65).
- 78. Sezione trasversa del tenue di *Tropinota* (v. pag. 66, 67).
- 79. Terzo segmento del mesenteron di *Tropinota* (figura semischematica) e terminazione del proctodaeum nel mesenteron (v. pag. 59).
- 80. Terminazione del secondo segmento nel primo del mesenteron di *Phyllognathus* (figura semischematica). (V. pag. 59).
- 81. Terzo segmento del mesenteron di *Phyllognathus* (figura semischematica) e terminazione del proctodaeum nel mesenteron (v. pag. 59).

Tavola 4.

- 82. Spine semplici della parte posteriore del sacco di *Oryctes* (v. pag. 70).
- 83. Gruppo di spine più complesso della parte posteriore del sacco di *Oryctes* (v. pag. 71).
- 84. Forme di produzioni spinose flessibili del sacco di *Anomala* (v. pag. 73; dove è indicata a linea 12 la figura 83, si riferisce invece a figura 84).
- 85. Un rialzo spinoso del sacco di *Oryctes*; forma piuttosto semplice (v. pag. 71).
- 86, 87. Spine ramificate del sacco di *Anomala*, con ramificazioni varie: alcune lunghe e flessibili, altre corte e rigide (v. pag. 73).
- 88. Spina semplice con pochi e corti denti laterali del sacco di *Tropinota* (v. pag. 73).
- 89. Spina ramificata, con denti più o meno lunghi del sacco di *Tropinota* (v. pag. 73).
- 90. Rialzo spinoso del sacco di *Tropinota* (v. pag. 73).
- 91. Rialzo spinoso del sacco di *Tropinota* più semplice del precedente (v. pag. 73).

Fig. 92. Rialzo spinoso, con spine lunghe e flessibili del sacco di *Anomala* (v. pag. 72).
- 93. Spina ramificata del sacco di *Anomala* (v. pag. 72).
- 94, 95. Rialzi spinosi assai complicati del sacco di *Tropinota* (v. pag. 73).
- 96. Rialzo spinoso del sacco di *Tropinota* intermedio per la complicazione fra quelli delle figure 91 e 92 (v. pag. 73).
- 97. Rialzo spinoso del sacco di *Oryctes* (v. pag. 71).
- 98. Altra forma di rialzo spinoso del sacco di *Tropinota* con spine assai lunghe (v. pag. 73).
- 99. Gruppo di tubuli glandolari del sacco di *Tropinota* (v. pag. 73).
- 100. Cuticola chitinosa di un tubulo glandolare del sacco di *Tropinota*, isolata col metodo della potassa (v. pag. 73).
- 101. Sezione trasversa del sacco di *Anomala* in corrispondenza di un tubulo glandolare (v. pag. 78).
- 102. Aspetto dei tubuli glandolari di *Tropinota* da sezioni trasverse del sacco (v. pag. 79).
- 103. Produzione arboriforme del sacco di *Phyllognathus* da una sezione trasversa del sacco (v. pag. 76, 77).
- 104. Sezione trasversa in corrispondenza della parte media di una produzione arboriforme del sacco di *Phyllognathus* (v. pag. 76, 77).
- 105. Sezione di una produzione arboriforme del sacco di *Anomala* (v. pag. 76, 77).
- 106. Piccolo rialzo spinoso del sacco di *Tropinota* e sua relazione colle cellule del sacco (v. pag. 78).
- 107. Epitelio del sacco di *Oryctes* con alcune cellule in degenerazione (v. pag. 79).
- 108. Epitelio e produzioni arboriformi del sacco di *Oryctes* (v. pag. 74).
- 109. Cuticola chitinosa del sacco di *Anomala* colle areole di assorbimento tra le produzioni arboriformi (v. pag. 72).
- 110. Alcune areole di assorbimento del sacco di *Tropinota* viste a forte ingrandimento (v. pag. 73).
- 111. Assorbimento nel sacco di *Anomala* (v. pag. 82).
- 112. Cellule della parte posteriore del sacco di *Oryctes*. Fra esse se ne vede una con un nucleo in una fase di divisione diretta (v. pag. 80).
- 113. Altra cellula dell' epitelio del sacco dello stesso animale con il nucleo in divisione (v. pag. 80).
- 114. Epitelio del sacco di *Oryctes* con alcune cellule, che mostrano i loro nuclei in varie fasi degenerative (v. pag. 79).
- 115. Altre cellule dell' epitelio del sacco dello stesso animale coi loro nuclei in altre fasi degenerative (v. pag. 79).
- 116. Uno dei sei segmenti del retto di *Oryctes* in sezione trasversa (v. pag. 85).
- 117. Epitelio e cuticola chitinosa dell' ultima porzione del retto di *Phyllognathus* (v. pag. 88).
- 118. Epitelio e cuticola chitinosa dell' ultima porzione del retto di *Anomala* (v. pag. 90 linea 16, dove invece di figura 115 leggasi figura 118).

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie.

I. Abschnitt.

Die Reifung des Eies.

Von

Dr. M. v. Davidoff

in München.

Mit Tafel 5 und 6.

Die Untersuchungen, welche ich hiermit der Veröffentlichung übergebe, sind das Resultat einer zweijährigen allerdings oft unterbrochenen Arbeit. Im Jahre 1887 theilte ich Einiges über meine damaligen Erfahrungen am Ei von *Distaplia* mit und zwar in einem Vortrage über die Entstehung der sogenannten Testazellen (1), sowie in einer Notiz im Anatomischen Anzeiger über die Furchung und die Anlage der Keimblätter (2).

Seitdem hat sich Manches in meinen Anschauungen geändert. Ich lernte mit der Zeit besser conserviren und auch besser sehen. Namentlich half mir ungemein das Studium anderer Objecte aus der Gruppe der Tunicaten, so dass auch die vergleichende Methode in Anwendung gebracht werden konnte.

Technisch erwies sich das *Distaplia*-Material, namentlich für die Untersuchung feinerer Verhältnisse, als ein überaus schwieriges Object, was seinen Grund darin hat, dass das Ei dieser Ascidie ungewöhnlich groß und im Reifestadium mit Dotterkörpern vollgepfropft ist. Wie das Studium der Larven von *Distaplia* gerade wegen ihrer Größe äußerst verlockend schien, so stellte sich die Größe des Eies und der Furchungskugeln als ein Übelstand heraus. Die Untersuchung konnte indessen nicht auf die Larven allein beschränkt

werden und so musste ich mich dazu entschließen, entweder die Schwierigkeiten, welche die frühen Stadien boten, zu überwinden oder überhaupt zu einem andern Materiale meine Zuflucht zu nehmen. Gerade das Vorhandensein des Dotters brachte aber Abweichungen vom typischen Verhalten der Entwicklungsprocesse mit sich, welche von vorn herein ein reges Interesse erweckten. Wenn ich nun weiterhin bedachte, dass die Entwicklungsgeschichte der zusammengesetzten Ascidien so gut wie ganz unbekannt ist und *Distaplia* gewiss zu ihren schönsten Formen gehört, so schien die Mühe lohnend, und ich zögerte daher nicht, an die Überwindung der technischen Aufgabe zu gehen. Ich brauche wohl kaum zu versichern, dass es mir nur zum Theil gelang, meines Materiales Herr zu werden, aber ich brachte es doch mit der Zeit so weit, mir von den wesentlichsten Processen schließlich ein genügend klares Bild zu verschaffen.

Hierbei waren mir die 1885 erschienenen, mit Hilfe neuerer Methoden ausgeführten Arbeiten von VAN BENEDEN & JULIN (**1**, **2**) eine willkommene Stütze. Obwohl *Distaplia* sich wesentlich anders entwickelt als *Clavellina*, so fanden sich doch manche Anknüpfungspunkte und Beziehungen, welche in vielen Fällen eine directe Vergleichung beider Formen ermöglichten.

Es sei hier auch dankbar der Schrift HATSCHEK's gedacht, der uns ein so klares, durchsichtiges Bild der Entwicklungsgeschichte von *Amphioxus* lieferte

Seit den denkwürdigen Untersuchungen KOWALEWSKY's ist unser Interesse für die Ascidien nicht erloschen, ja man kann wohl sagen, dass es eher in einer stetigen Steigerung begriffen ist, namentlich seitdem DOHRN die ganze Gruppe der Tunicaten von einem völlig anderen Gesichtspunkte aus beurtheilte. Mag man den Ascidien diese oder jene systematische Stellung zuweisen, so ist doch das Erste, was zur Stütze dieser oder jener Ansicht erbracht werden muss, eine Ausdehnung des Materials nach der Breite und Tiefe. Einerseits müssen die bereits bearbeiteten Formen noch viel genauer untersucht, andererseits aber neue Objecte hinzugezogen werden.

Die bisher studirten solitären Ascidien verhielten sich, namentlich in Hinsicht der Entstehung ihrer Keimblätter, im Wesentlichen alle gleich. Es mussten aber Formen gefunden werden, welche nach dieser oder jener Richtung sich abweichend verhielten, welche es ermöglichten, die bisher bekannten Entwicklungsprocesse in diesem oder jenem Lichte erscheinen zu lassen.

Aus zahlreichen sich täglich mehrenden Beispielen wissen wir, welchen modificirenden Einfluss der Dotter auf die Entwicklung der Embryonalanlage ausübt, wissen andererseits, dass eine Abnahme desselben eine abermalige Rückkehr zu scheinbar primitiven Verhältnissen bewirkt. Es folgt daraus, dass die ersten Entwicklungsprocesse eines Thieres, für sich betrachtet, uns nur ein unsicheres Merkmal abgeben, wenn es sich um die Beurtheilung seiner Stellung im natürlichen Systeme handelt, und dass wir stets, um uns hierin Aufklärung zu verschaffen, die Entwicklung im Ganzen ins Auge zu fassen haben.

Schon der Umstand, dass wir ja nicht mit Bestimmtheit sagen können, ob das Ei der Urformen der Vertebraten ein holoblastisches oder ein meroblastisches gewesen ist, mahnt genügend zur Vorsicht. Gerade die Selachier haben ein ausgeprägt meroblastisches Ei, und das holoblastische Ei der Säugethiere muss vom meroblastischen Typus abgeleitet werden.

Es wird sich nun zunächst darum handeln, ob innerhalb der Gruppe der Tunicaten nicht ähnliche Schwankungen vorliegen, ob die allgemein als primär aufgefassten Processe nicht vielleicht secundär entstanden sind. Diese Frage scheint mir von großer Bedeutung zu sein, ihre endgültige Beantwortung aber wohl nur in einer fernen Zukunft möglich.

Warum gerade das Ei von *Distaplia* so dotterreich ist, kann man leicht erklären. Ihre Larven entwickeln sich im mütterlichen Organismus und führen nur kurze Zeit als geschwänzte Thierchen eine freie Lebensweise. »Bemerkenswerth bei diesen Larven ist der Umstand, dass bei ihnen, wie Della Valle gezeigt hat, noch ehe sie das Mutterthier verlassen, Knospen entstehen, welche also hier eine frühzeitige Coloniebildung einleiten und man daher schon die freischwimmende Larve mit Recht als eine Colonie von mehreren Personen betrachten kann. Andere an dieser Stelle nicht zu erwähnenden Eigenschaften zeigen ebenfalls, dass die freischwimmende *Distaplia*-Larve eine bedeutend vorgeschrittenere Organisationsstufe erreicht, als es bei den bekannten von Kowalewsky und Kupffer beschriebenen Larven der solitären Ascidien der Fall ist. Dadurch wird es verständlich, welche Bedeutung für diese Larven ein reicheres Nahrungsmaterial hat« (Davidoff 2).

In Bezug auf die Morphologie und Histologie der ganzen *Distaplia*-Colonie verweise ich auf die Mittheilungen Della Valle's. Hier sei nur erwähnt, dass die Stöcke zur Zeit der Reife getrennten

Geschlechtes sind, dass ich in geschlechtlicher Fortpflanzung begriffene weibliche Colonien von etwa Mitte Januar bis Ende Mai erhielt, dass endlich die Thiere, Dank den fortwährenden Bemühungen der Zoologischen Station in Neapel, stets in genügender Menge zur Untersuchung gelangten.

Ursprünglich beabsichtigte ich meine Untersuchungen im Ganzen zu veröffentlichen. Indessen erreichten dieselben einen Umfang, welcher eine Eintheilung in mehrere Abschnitte, wenigstens zum Zwecke einer Publication in einer Zeitschrift, wünschenswerth erscheinen ließ. Ich theile sie also in drei Theile, von welchen der erste, hier vorliegende, die Reifeerscheinungen des Eies behandelt. Der zweite Theil wird sich mit der Furchung und mit der Anlage der Keimblätter bis zur Schließung des Medullarrohres befassen, zu welchem Zeitpunkte sich auch die übrigen »Primitivorgane« anlegen. Der dritte Theil endlich bespricht die Organogenie der Larve. Vielleicht wird sich später noch ein vierter, die Metamorphose behandelnder Abschnitt den übrigen drei anschließen.

Die Litteratur habe ich nach Kräften berücksichtigt. Sie ist aber, namentlich was die Reifeerscheinungen des thierischen Eies angeht, so umfangreich geworden, dass ich hier nur eine speciell für meine Zwecke dienende Auswahl anführen konnte. Sollte ich hierbei diese oder jene Arbeit übersehen haben, so bitte ich mich darauf aufmerksam zu machen.

Die Zeichnungen sind sämmtlich mit den Zeiss'schen Linsen und Ocularen und mit Hilfe eines Zeichenprismas entworfen worden; die sich dabei ergebende Vergrößerung wurde vermittelst des Objectivmikrometers ausgerechnet. Es macht sich daher eine detaillirte Maßangabe überflüssig. Jeder kann sich die absolute Größe irgend eines Gebildes einfach durch die Applicirung eines Cirkels ausrechnen.

Der ganzen Arbeit voraus schicke ich ein Capitel über die von mir angewandten

Untersuchungsmethoden.

Um von einer *Distaplia*-Colonie Embryonen zu erhalten, muss man sie entweder mit zwei starken Pincetten zerfetzen oder mit einem Rasirmesser in Schnitte zerlegen. Die letztere Methode ist bei Weitem schonender und ihrer bediente ich mich fast ausschließlich. Die Schnitte dürfen nicht zu dünn ausfallen, da sonst viele, ja sogar unter Umständen alle Embryonen verletzt werden können.

Eine Dicke von 4—5 mm ist wohl am zweckmäßigsten. Hierbei hat man auch den Vortheil, dass eine Anzahl Embryonen in den Bruttaschen der Mutterthiere unversehrt, in loco, liegen bleibt, indessen viele andere beim Versenken der Schnitte in die Conservirungsflüssigkeit herausfallen. Eine in Entwicklung begriffene Colonie enthält eine große Anzahl von Larven und Embryonen auf allen Entwicklungsstadien, aber nur ein geringer Bruchtheil bleibt nach dem Zerschneiden der Colonie unversehrt erhalten. Man bekommt günstigere Resultate, wenn man die Colonie parallel zur Basalfläche des Stockes schneidet, denn dabei trifft man die Bruttaschen der Länge nach und hat Aussicht darauf, eine geringere Anzahl der Embryonen zu verletzen.

Die weiteren bei dieser Untersuchung angewandten Methoden will ich hier etwas genauer beschreiben. Bei den Schwierigkeiten, welche das *Distaplia*-Ei dem Untersucher entgegenbringt, scheint es geboten, ausführlich mitzutheilen, auf welche Weise man brauchbare Präparate hergestellt hat und überhaupt zu diesen oder jenen Resultaten kam. Bei anderen Conservationsmitteln und anderen Manipulationen könnten die Präparate und Zeichnungen ganz anders ausfallen, als es in dieser Untersuchung der Fall ist.

Bei der Beobachtung des ganzen Embryo sowohl im frischen als auch im conservirten Zustande werden die Zellgrenzen und die Kerne vom Dotter verdeckt, und nur nachdem man sich an Schnittpräparaten über die Vorgänge im Ei orientirt hat, ist es möglich, sich auch am ganzen Objecte zurechtzufinden. Bei der Anfertigung der mikroskopischen Schnitte aber bringt der Dotter alle jene Schwierigkeiten mit sich, welche schon von anderen dotterhaltigen Objecten her hinlänglich bekannt sind. In Folge davon müssen die Conservationsmethoden und die weitere Behandlung des Objectes dahin arbeiten, diese Übelstände möglichst zu beseitigen. Um schnittfähig zu bleiben, darf der Dotter eine gewisse Härte nicht überschreiten und kann also nur mit solchen Reagentien behandelt werden, welche es erlauben, späterhin das Object nach Belieben härter oder weicher zu machen. Es sind also solche Conservirungsmittel von vorn herein ausgeschlossen, welche schon an sich erhärtend wirken. Hierzu gehören vor Allen das reine Sublimat, die reine Chromsäure und die sonst so ausgezeichneten Chrom-Osmium-Gemische. Auch der von VAN BENEDEN & JULIN für die Eier von *Clavellina* mit Erfolg angewandte Eisessig (2 pag. 255) konnte aus denselben Gründen hier nicht gebraucht werden. Abgesehen von vielen anderen nach-

theiligen Eigenschaften der genannten Reagentien erhärten sie, namentlich die erstgenannten, das Ei von *Distaplia* in einem solchen Grade, dass es für weitere Studien so gut wie ganz unbrauchbar ist. Andere Conservirungsflüssigkeiten, wie z. B. die KLEINENBERG'sche Pikrin-Schwefelsäure, die PERÉNYI'sche Flüssigkeit, eine 10 % ige Salpetersäure etc. erhärten das Object zwar nicht in dem Grade wie die vorerwähnten Reagentien, wirken aber so nachtheilig, dass ihr Erfolg wohl geradezu als eine Zerstörung bezeichnet werden kann.

Nach vielen vergeblichen Bemühungen gelang es mir endlich, zwei Conservirungsflüssigkeiten zu finden, welche beide in allen Beziehungen ausgezeichnet auf mein Object wirkten. Es ist zunächst eine Mischung von Sublimat mit Eisessig, ein Reagens, das unter dem Namen der LANG'schen Flüssigkeit bekannt ist. Ich nehme 3 Theile einer gesättigten Lösung von Sublimat in destillirtem Wasser und füge 1 Theil Eisessig hinzu. Die frischen Objecte werden ca. $^1/_2$—1 Stunde darin gelassen, dann 5—10 Minuten in destillirtem Wasser ausgewaschen und in 40 % igen Alkohol gebracht, wo sie bis zu 1 Stunde verweilen. Schließlich bringe ich sie in 50-, 60- und 70 % igen Alkohol; in letzterem bleiben sie aufbewahrt. Nicht nur erhalten sich die auf diese Weise präparirten Eier und Embryonen in schnittfähigem Zustande, sondern es werden durch diese Mischung auch diejenigen nachtheiligen Eigenschaften beider Reagentien aufgehoben, welche sie, einzeln angewandt, besitzen. Beim Gebrauch des reinen Sublimats ist eine Gesammtschrumpfung der Eier und Larven, eine Schrumpfung der Keimbläschen, Kerne und Kernfiguren unausbleiblich. Außerdem bringt das Sublimat allein die Bestandtheile der Kerne nicht zu einer vollständigen Gerinnung, so dass sie sich meistens diffus färben und die Einzelheiten ihrer feineren Struktur nicht deutlich erkennen lassen. Der Eisessig schwächt, so gut er sonst wirken mag, die Tinctionsfähigkeit der *Distaplia*-Eier und lässt auch die Zellgrenzen nicht mit der wünschenswerthen Deutlichkeit hervortreten. Durch die Mischung des Sublimats mit Eisessig wird die Wirkung beider Reagentien combinirt und werden die Nachtheile des einen durch die Vortheile des anderen compensirt. Es bleibt aber immerhin eigenthümlich, dass das Sublimat-Eisessiggemisch weniger erhärtend wirkt, als jedes dieser Reagentien gesondert genommen.

Die zweite von mir mit Erfolg benutzte Conservirungsflüssigkeit ist abermals eine eisessighaltige Mischung. Ich nehme 3 Theile einer gesättigten Pikrinsäurelösung und 1 Theil Eisessig. Nur lasse ich

in dieser Flüssigkeit die Objecte etwas länger verweilen, etwa 3—4 Stunden, und bringe sie dann sofort in 70%igen Alkohol, in welchem sie ausgewaschen werden und auch späterhin aufbewahrt bleiben.

Fast in allen Beziehungen kommt die Wirkung des Pikrin-Eisessigs derjenigen des Sublimat-Eisessigs gleich und ist ebenfalls sehr zu empfehlen. Die Kernstrukturen und Mitosen werden gut erhalten, die Tinctionsfähigkeit ist vorzüglich. Schrumpfungen kommen nur äußerst selten vor und sind dann leicht als solche zu erkennen. Das Einzige, worin die Pikrin-Essigsäure der besprochenen Sublimatmischung nachsteht, ist der Umstand, dass die mit derselben conservirten Objecte nicht jene Durchsichtigkeit erreichen, welche sie durchweg nach Behandlung mit Sublimat-Eisessig besitzen.

Ich habe meine besten Präparate vermittelst der Conservation in Sublimat-Eisessig erhalten, auch sind fast alle meine Abbildungen solchen Präparaten entnommen.

Die Färbung der in den beiden erwähnten Flüssigkeiten conservirten Objecte bietet keine Schwierigkeiten. Ich färbe sie in der gewöhnlichen alkoholischen Borax-Carminlösung, in welcher sie 6—8 Stunden verweilen und dann mindestens 12 Stunden, auch länger, in angesäuertem 70%igem Alkohol ausgewaschen werden. Man muss dafür sorgen, dass der Farbstoff nur an den Kernen fixirt bleibt, da sonst auch der Dotter etwas gefärbt erscheint und dann die Beobachtung wesentlich stört. Oft habe ich recht lange Zeit gebraucht, um meine Objecte ordentlich auszuwaschen. Ist das aber einmal geschehen, so bietet der Embryo ein zierliches Bild dar und kann in Nelkenöl eine Durchsichtigkeit erreichen, welche es gestattet, einen Einblick in die inneren Vorgänge zu gewinnen.

Nach der Färbung werden die Embryonen in 80%igen, 90%igen und schließlich in absoluten Alkohol gebracht, dürfen aber in dem letzteren nicht zu lange verweilen, weil man dann abermals Gefahr läuft, sie zu stark zu härten. Die Übertragung in Nelkenöl geschieht allmählich in einem Probirgläschen, in das zuerst Nelkenöl, darauf eine Schicht absoluten Alkohols gegossen wird. Das in das Gläschen gebrachte Object senkt sich langsam, ohne zu schrumpfen, auf den Boden desselben und man darf sicher sein, dass es in allen seinen Theilen vollständig mit Nelkenöl durchtränkt ist.

Hierauf untersuchte ich die Embryonen, wählte mir die nöthigen Stadien heraus und fertigte Skizzen und Umrisszeichnungen an. Zum Einbetten in Paraffin übertrug ich die Embryonen in Xylol,

dann in eine dünne Lösung von Paraffin in Xylol, endlich in reines Paraffin.

Einige Schwierigkeiten stellten sich beim Orientirungsverfahren ein. Ist der Embryo auf einem späteren Entwicklungsstadium, so erscheint er oval, und dann ist seine Orientirung leicht, wenigstens behufs Anfertigung der Querschnitte. Anders aber bei jüngeren Stadien und für Längsschnitte. Hier treten Schwierigkeiten ein, welche nicht leicht zu überwinden sind, und wobei der Mangel an einer durchsichtigen Einbettungsmasse sich recht fühlbar macht. Ich will hier mein Orientirungsverfahren mittheilen, da dasselbe vielleicht auch bei anderen Objecten eine passende Anwendung finden könnte. Ich nehme einen Objectträger und trage auf denselben eine dünne Schicht Glycerin auf, dann bringe ich mit einem Pinsel einen Tropfen einer dicken Collodiumlösung darauf und suche denselben in einer dünnen Lage, etwa auf eine Fläche von $^1/_2$ qcm auszubreiten. Das Collodium wird fest und stellt dann ein sehr dünnes, vollkommen durchsichtiges Plättchen dar. Jetzt bestreiche ich das Collodiumplättchen mit irgend einer Wasserfarbe (man kann selbst Borax-Carmin hierzu nehmen), jedoch derart, dass ein mittleres Feld frei von Farbe bleibt. Nachdem die Farbe getrocknet ist, bringe ich aus Xylol den zu orientirenden Embryo auf das mittlere, durchsichtige Feld des Plättchens und gebe ihm unter dem Präparir-Mikroskop mit Nadeln die gewünschte Lage. Nun trockne ich das um den Embryo noch vorhandene Xylol mit Fließpapier ab, nehme einen Tropfen einer dünnen Collodiumlösung und bringe ihn mit einem Pinsel an den Rand des Embryo. Das Collodium umfließt denselben und fixirt ihn an das Plättchen. Nun ziehe ich letzteres von dem Objectträger ab, was sehr leicht geschieht und übertrage es in Xylol. Hier wird das Mittelfeld, auf welchem der Embryo fixirt ist, in etwa $^1/_4$ Stunde vollkommen durchsichtig. Ich kann jetzt das Plättchen unter das Mikroskop bringen, mit einem Deckgläschen bedecken und die Lage des Embryo genau controlliren. Durch ein passendes Zuschneiden des gefärbten Randes des Plättchens mit einem scharfen Skalpell kann ich die Schnittrichtung bestimmen. Sammt dem dünnen Collodiumplättchen wird der Embryo in Paraffin eingebettet; beim endgültigen Orientiren auf dem Objectschlitten des Mikrotoms muss man aber dafür sorgen, dass er gegen die Schneide des Messers gekehrt ist, derart also, dass das Messer zuerst ihn trifft und nachher das Collodiumplättchen. Es ist dies eine Vorsichtsmaßregel, welche nicht unbedingt nothwendig ist; da aber

das Paraffin sich zuweilen hinter dem Plättchen ablöst, so könnte dieses dem Objecte schaden, wenn es nicht in der eben gesagten Weise orientirt wäre.

Dieses ganze Orientirungsverfahren ist in allen solchen Fällen überflüssig, in welchen die Lage des Embryo im Brutraume des Mutterthieres für die gewünschte Richtung des Schnittes günstig ist und wenn man denselben sammt einem Stückchen des Coloniegewebes orientiren kann. Es ist aber unerlässlich, dass man sich vor dem Schneiden genau über die Lagerung der Symmetrieebenen orientirt. Desshalb genügt es auch nicht, die in den Bruttaschen in loco liegen gebliebenen Embryonen zu untersuchen: man muss sie isoliren, damit man sie unter dem Deckgläschen bequem nach allen Richtungen drehen kann.

Trotz aller hier geschilderten Vorbereitungen zum Schneiden ist die Herstellung tadelloser Schnittserien, namentlich der jüngeren Stadien, keineswegs leicht. Die reifen Eier und die Furchungsstadien bis zur Ausbildung der Darmhöhle stellen eigentlich nichts Anderes dar, als eine compacte Dottermasse. Das Paraffin hat gar keinen Raum im Object, in welchen es hätte eindringen können. Desshalb entstehen beim Schneiden Verlagerungen der Dotterkörper, welche auch leicht aus dem Schnitt herausfallen. Ist der Dotter eine Spur zu weich, so kann eine ganze Partie desselben herausquellen; ist er zu hart, so entstehen Risse und Bröckelungen. Es ist aber außerordentlich schwer, die richtige Consistenz beim Conserviren und Härten zu treffen, desshalb musste ich auf ein Mittel bedacht werden, welches diese Nachtheile einigermaßen beseitigte. Hierbei leistete mir das bekannte Bestreichen der Oberfläche eines jeden Schnittes vor dem Schneiden mit einer dünnen Lösung von Collodium ausgezeichnete Dienste. Letzteres trocknet sehr rasch und verhindert dadurch etwaige Herausquellungen und Verlagerungen der Dotterplättchen: es leistet ihnen Widerstand. Dieses Verfahren verlangsamt allerdings nicht wenig die technischen Manipulationen beim Schneiden, aber die Zeit, welche man darauf verwendet, ist nicht verloren. Ich war schon im Begriff, meine Untersuchungen über die *Distaplia*-Entwicklung ganz aufzugeben; erst als ich den Gebrauch des Collodiums lernte, war für mich die Möglichkeit vorhanden, mit Erfolg weiter zu arbeiten.

Auf den Objectträger klebte ich die Schnitte mit Eiweiß auf, nach der Angabe von P. Mayer. Hierauf brachte ich den Objectträger sammt den Schnitten in absoluten Alkohol, in welchem das

Eiweiß gerann. In Chloroform wurde dann das Paraffin entfernt und die Schnitte schließlich in Nelkenöl aufgehellt.

Auf die endgültige Einschließung in Canadabalsam musste ich verzichten, da derselbe im Vergleich zu den stark lichtbrechenden Dotterkörpern zu wenig lichtbrechend ist. In Nelkenöl hingegen störten die letzteren die Beobachtung nicht: sie erschienen als blasse, kaum sichtbare Ringe und ließen die Grenzen der großen Furchungskugeln mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit erkennen. Ich ließ desshalb meine Präparate in Nelkenöl, bedeckte sie mit einem Deckgläschen und umrahmte dasselbe mit Paraffin. Solche Präparate halten sich ganz gut. Sollte aber mit der Zeit sich hier und da durch einen ungenügenden Verschluss eine störende Luftblase entwickeln, so bringe ich das betreffende Präparat in Chloroform, wobei das Paraffin sich auflöst und das Deckgläschen abfällt. Nun kann ich denselben Verschluss noch einmal vornehmen, ohne dass die Präparate dadurch irgend wie verletzt werden.

Bei der ausführlichen Schilderung der von mir angewandten Untersuchungsmethoden wurde ich auch von dem Gesichtspunkte geleitet, dass dieselben vielleicht bei anderweitigen Arbeiten an dem schönen *Distaplia*-Materiale, vielleicht auch bei anderen dotterhaltigen Objecten eine Anwendung finden könnten. Unsere allerdings in der letzten Zeit sehr vorgeschrittene mikroskopische Technik steht aber noch lange nicht auf der Höhe. Die Schwierigkeiten, welche der Dotter mit sich bringt, sind noch lange nicht überwunden. Es mag desshalb ein noch so geringer Beitrag zur Beseitigung solcher Hindernisse nicht ohne einigen Werth erscheinen.

I. Die Reifung des Eies.

1. Frühe Entwicklungsstadien der Eier.

Über die Herkunft der Eier, über ihre genetischen Beziehungen zu diesem oder jenem embryonalen Gewebe, habe ich keine besonderen Studien gemacht. Diese Frage ist in der letzten Zeit vielfach behandelt und namentlich durch die Untersuchungen von VAN BENEDEN & JULIN an *Clavellina*-Eiern (**1**, **2**) auch genügend beantwortet worden. Was ich in dieser Hinsicht an meinen Präparaten fand, stimmte genau mit den Angaben und Abbildungen der genannten Autoren überein. Ich kann mich ohne Weiteres auf den betreffenden Abschnitt ihrer Arbeit beziehen (**2** p. 350). Vor Kurzem hat auch MAURICE diese Frage in Übereinstimmung mit VAN BENEDEN & JULIN

behandelt. Ich halte es desshalb für überflüssig, die Ansichten anderer, früherer Forscher hier anzuführen, möchte aber die Anschauungen van Beneden's & Julin's erwähnen, weil sie einerseits ein Licht auf die Herkunft gewisser Eihüllen werfen, andererseits auch zum Verständnis des histologischen Baues des Eies beitragen.

Die erste Anlage der Geschlechtsproducte entsteht aus einer Ansammlung von Mesodermzellen (ovotestis). Das Keimepithel des paarigen Ovariums ist also mesodermalen Ursprungs. »L'épithélium germinatif,« sagen van Beneden & Julin (2), »se montre constitué de deux sortes de cellules: les unes, plus volumineuses, arrondies de toutes parts, se font remarquer par leurs énormes noyaux clairs, sphériques, pourvus d'un gros corpuscule chromatique; les autres, interposées entre les premières, moulées sur elles, ont de petits noyaux arrondis ou ovalaires, ne montrant aucun corpuscule chromatique bien apparent. Les premières sont des ovules primordiaux; les autres des cellules folliculeuses« (p. 352—353). Die Follikelzellen sind sehr ausgedehnt und erscheinen an Schnitten spindelförmig. An jüngeren Eiern kann eine einzige solche Zelle beinahe $^1/_4$ der Eicircumferenz umspannen. »Il est de toute évidence,« sagen die beiden Autoren, »qu'un jeune follicule n'est qu'une partie individualisée de l'épithélium germinatif« (p. 353).

Die von van Beneden & Julin festgestellten Thatsachen haben nicht nur als solche einen positiven Werth, sondern erscheinen auch dadurch von Bedeutung, weil sie eine andere, von gewissen Autoren vertretene Meinung ausschließen. Es haben nämlich Fol (4), Sabatier (1) und Roule angegeben, dass die Follikelzellen des Ascidieneies aus dem Inneren des Eies sich heraus entwickelten. Über die Einzelheiten dieser Erscheinung sind die genannten Forscher allerdings nicht einig. Fol und Roule versuchten die Follikelzellen von sich vom Keimbläschen abschnürenden Knospen herzuleiten, während Sabatier ihre Entstehung im Eidotter ohne Betheiligung des Keimbläschens annahm.

In meinen Präparaten habe ich kein einziges Primordialei ohne die dasselbe umgebenden Follikelzellen gesehen. In vielen Fällen ist die Constatirung solcher Zellen nicht gerade leicht, namentlich an sehr dünnen Schnitten, an welchen der Kern derselben nicht immer getroffen erscheint. Verfolgt man aber die Schnittserie weiter, so findet man sicher einen oder zwei Kerne der Peripherie des Eies anliegend. Die Follikelzellen der jüngeren Eier sind außerordentlich dünn und lassen nur selten in der Umgebung ihres ovalen oder

spindelförmigen Kernes einen doppelten Contour wahrnehmen. Auf den ersten Blick hält man den scharfen Umriss des Eies für seine Membran. An Schnitten indessen, an welchen durch Zufall das Ei geschrumpft oder irgend wie lädirt ist, überzeugt man sich davon, dass dasselbe in diesem Stadium noch keine Membran besitzt und seine Grenzlinie in der That von Follikelzellen herrührt.

Auch in Bezug auf die Structur jüngster Eier muss ich VAN BENEDEN & JULIN Recht geben. Eben so wie diese Forscher, finde ich das Protoplasma solcher Eier fein granulirt, seine Färbung durchweg gleichmäßig. Dasselbe beherbergt keinerlei geformte Bestandtheile, keinerlei Partikelchen, welche sich intensiver als ihre Umgebung färbten, kurz nichts, was an ein chromatisches, kernartiges Gebilde erinnern könnte (Taf. 5 Fig. 1). Jedes solche Ei besitzt ein großes, gleichmäßig abgerundetes, mit einer einfach contourirten Membran versehenes Keimbläschen, dessen Reticulum zunächst großmaschig und vollständig achromatisch ist. Das Keimbläschen (*kb*) beherbergt einen großen, stets excentrisch gelagerten, jedoch niemals die Membran tangirenden Keimfleck (*NF*), der die Farbstoffe lebhaft anzieht und, nach meinen Erfahrungen, in diesem Entwicklungsstadium des *Distaplia*-Eies nicht homogen ist, sondern mehrere chromatische Körnchen in seinem Inneren zeigt (Fig. 1).

So weit harmoniren meine Beobachtungen mit den Angaben VAN BENEDEN's & JULIN's vollkommen.

2. Über die Entstehung der sogenannten Testazellen.

Die weitere Entwicklung der Ascidien-Eier ist bekanntlich mit dem eigenthümlichen Processe der Bildung der »Testazellen« verbunden. Jedes reife Ei findet sich von den letzteren umgeben und besitzt also zwei Hüllen: erstens das Follikelepithel und zweitens eine zwischen dem Ei und dem Follikel eingeschaltete Lage von »Testazellen« (Taf. 6 Fig. 33). Die Herkunft der letzteren hat seit ihrem Entdecker, KOWALEWSKY (1), die Veranlassung zu vielfachen Controversen gegeben. Es besteht eine ganze Litteratur über diesen interessanten Gegenstand, ohne dass bis jetzt von irgend einer Seite her eine befriedigende Deutung dieses Processes, d. h. eine Angabe über die Entstehungsweise dieser Zellen, welche zugleich ihre morphologische Bedeutung erklärt hätte, vorläge.

Ich halte es für überflüssig, hier alle diesen Gegenstand betreffenden, zahlreichen Arbeiten der älteren Autoren ausführlich anzugeben, um so mehr, als in mehreren neueren Arbeiten solche

Zusammenstellungen geliefert worden sind. Ich verweise namentlich auf die im Jahre 1884 erschienene Arbeit von Fol (4). Es sei hier nur zur Orientirung erwähnt, dass die beiden Grundansichten über die Herkunft der »Testazellen«, um welche sich alle späteren Angaben gruppiren, von Kowalewsky und Kupffer herrühren. Ersterer Forscher hat die »Testazellen« von den Follikelzellen hergeleitet wissen wollen — eine Meinung, die er auch in seinen späteren Arbeiten aufrecht erhalten hat (2, 3). Kupffer gab die Entstehung der »Testazellen« im Inneren des Eies an, und zwar ließ er sie »frei« im Protoplasma des Eies sich bilden (1, 2). Jeder der genannten Forscher hatte seine zahlreichen Anhänger. Auf der Seite Kowalewsky's stehen Stepanoff, Ganin, Ussow, Seeliger und Uljanin, auf der Seite Kupffer's Metschnikoff, Semper, Fol und Sabatier. Roule nimmt in so fern eine besondere Stellung ein, als er die »Testazellen« zwar aus dem Eiinneren entstehen lässt, sie aber nicht direct vom Protoplasma, sondern von Knospen des Keimbläschens herleitet. van Beneden & Julin endlich (2), auch Maurice, deren Ansichten wir etwas genauer zu betrachten haben, vertreten mit aller Bestimmtheit die Angabe Kowalewsky's. »Dans aucun ovule primordial,« sagen van Beneden & Julin, »nous n'avons rien vu qui put faire supposer une génèse de cellules intra-ovulaires: ni au contact de la vésicule germinative, ni en aucun autre point du vitellus nous n'avons pu distinguer rien qui ressemblât ni à une cellule, ni à un noyau, rien qui rappelât les extroflexions de la membrane nucléaire décrites et figurées par Fol; rien non plus, dans la vésicule gérminative, qui pût être interprété comme nucléoles accessoires (Roule)« (pag. 354). Die Abstammung der fraglichen Zellen vom Follikelepithel wird folgendermaßen beschrieben: das primäre, aus einer einzigen Zellenschicht bestehende Follikelepithel spaltet sich später in zwei secundäre Schichten; die innere Schicht entspricht der Lage der Testazellen, die äußere derjenigen des definitiven oder secundären Follikelepithels. Erst nach dieser Spaltung bildet sich die Eihaut, und zwar zwischen den beiden Zellenschichten, derart also, dass sie die innere Schicht (»couche du Testa«) vom definitiven Follikelepithel sondert, woraus sich dann die Lage der »Testazellen« innerhalb der Eihaut ergiebt. Sie befinden sich also zwischen dem Ei und der Eihaut, tangiren zwar die Eioberfläche, senken sich aber niemals tiefer in den Eidotter ein. »L'épithélium folliculaire,« sagen van Beneden & Julin, »est formé au début d'une seule assise de cellules, fusiformes à la coupe. Mais

bientôt l'on remarque çà et là quelques cellules plus saillantes dans le vitellus; elles présentent d'ailleurs des caractères de forme et de structure identiques à ceux des cellules plus superficiellement placées. En certains points de la surface de l'œuf il apparait manifestement deux assises cellulaires, séparées l'une de l'autre par un contour foncé, légérement sinueux, ondulé, tantôt plus rapproché, tantôt plus eloigné de la surface du follicule (Fig. 14 *bis*, *f* IV) (pag. 355—356). Die Membran, welche die beiden Schichten des Follikels trennt, kann nicht vom Eie selbst gebildet worden sein, sondern sie stammt vom Follikelepithel her. VAN BENEDEN & JULIN geben keine morphologische Deutung der von ihnen geschilderten Processe. Diejenigen Forscher, welche eine intraovale Entstehung der »Testazellen« annehmen, geben zwar auch keine Erklärung über die Bedeutung der »Testazellen«, haben aber wenigstens das voraus, dass bei ihrer Annahme der ganze Process sich wesentlich einfacher gestaltet. Desshalb erschien mir letztere Annahme von je her als die wahrscheinlichere.

Ich war desshalb auch nicht überrascht, als ich vor zwei Jahren die ersten Schnitte durch ein Ovarium von *Distaplia* anfertigte und, entgegen VAN BENEDEN's & JULIN's Angaben, Kerne im Inneren des Eies, in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens fand. Das Material, das ich damals untersuchte, war in einer reinen Sublimatlösung conservirt und in 90%igem Alkohol aufbewahrt. Diese Conservationsmethode brachte alle die üblen Folgen mit sich, welche ich bereits Eingangs hervorgehoben habe und damals leider noch nicht kannte. Das Verhängnisvollste war der Umstand, dass sämmtliche Kerne und Keimbläschen geschrumpft waren, doch wiederum nicht so stark, dass man das Bild hätte sofort als eine Schrumpfungserscheinung diagnosticiren können. Außerdem waren die Structuren der um das Keimbläschen vorhandenen Kerne nicht deutlich, auch färbten sie sich ziemlich diffus. An diesen Präparaten war aber Eines unzweifelhaft, nämlich eben das Vorhandensein kernartiger Gebilde im Inneren des Eies.

Ich schreibe es meinem damaligen Materiale zu, wenn ich gewisse Vorgänge nicht wahrnahm, welche ich jetzt an meinem in Sublimat-Eisessig conservirten Materiale mit der wünschenswerthesten Deutlichkeit gesehen habe. Damals erschien mir das Keimbläschen stets von einer gleichmäßigen, nirgends hervorgebuchteten oder sich wellenförmig gestaltenden Membran umgeben. Auch sah ich in den meisten Fällen einen hellen Hof um dasselbe, der jede nähere

Beziehung des Keimbläschens zu seiner unmittelbaren Umgebung auszuschließen schien. Ich war desshalb damals gezwungen, jede Betheiligung des Keimbläschens an der Bildung der um dasselbe vorhandenen Kerne zu verneinen und musste mich denjenigen Forschern anschließen, welche eine »freie« Entstehung dieser Zellen im Eiprotoplasma annahmen (Kupffer, Fol etc.). Diese Anschauung vertrat ich in einem am 22. Februar 1887 in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München gehaltenen Vortrage. — Ich sandte einen Abdruck dieses Vortrages an Professor van Beneden, worauf ich ihm auch, seinem Wunsche gemäß, einige meiner Präparate zuschickte. In einem freundlichen Briefe, den ich kurz darauf von ihm erhielt, und für welchen ich ihm bestens danke, schrieb er mir, dass es keinem Zweifel unterläge, dass in ziemlich entwickelten Eiern die »Testazellen« auch im Inneren des Eiprotoplasmas angetroffen werden könnten. Er glaube aber, dass darin noch kein Grund vorläge, eine intraovale Entstehung derselben anzunehmen. An jungen *Distaplia*-Eiern sah er an meinen Präparaten Zellen, welche noch nicht ganz von dem Follikelepithel abgetrennt waren, und dennoch bereits Eigenschaften der Testazellen zu haben schienen. So hielt denn van Beneden nach der Durchmusterung meiner Präparate an seiner Deutung fest: die Testazellen stammen vom Follikelepithel her, können sich aber unter Umständen tief in den Dotter einsenken. — Prof. van Beneden hatte die Freundlichkeit, mir auch einige seiner schönen Präparate der *Clavellina*-Eier zu senden. Ich fand in den letzteren die fraglichen Kerne im Inneren des Dotters nicht und schrieb damals an ihn, dass ich, wenn ich nur seine Präparate vor Augen gehabt hätte, sicher zur Annahme einer intraovalen Entstehung der »Testazellen« nicht gegriffen haben würde.

Jedenfalls sah ich ein, dass meine damaligen Präparate ungenügend waren, um diese schwierige Frage endgültig entscheiden zu können. Ich unterließ desshalb jede weitere Veröffentlichung und nahm mir vor, neues Material zu sammeln und dasselbe anders zu conserviren.

An der Hand meiner jetzigen Präparate bin ich in der Lage, mich über die Herkunft der »Testazellen« bei *Distaplia* bestimmt auszusprechen, und es besteht für mich kein Zweifel darüber, dass die nämliche, gleich zu schildernde Entstehungsweise dieser Zellen auch bei anderen Ascidien statt hat. Diese Voraussetzung findet darin ihre Begründung, dass dieser Modus der Entwicklung

der »Testazellen« zugleich ein Licht auf ihre morphologische Bedeutung wirft.

Das jüngste von mir abgebildete Ei (Taf. 5 Fig. 1) besitzt ein annähernd rundes Keimbläschen, dessen Membran gleichmäßig, ohne irgend welche Besonderheiten erkennen zu lassen, dasselbe als ein scharfer Contour umgiebt. Schon bei einem nur etwas größeren Ei (Fig. 2) sieht man, dass die Kernmembran sich an einer Stelle einbuchtet (*Ng*), wodurch dann eine knospenartige Hervorwölbung des Keimbläschens entsteht. An einem etwas größeren Ei (Fig. 3) ist eine solche Knospe noch ausgesprochener und ist in ihrer Abgliederung vom Kern bereits weiter vorgeschritten. Es ist zu bemerken, dass der Keimfleck, der auf den in Fig. 2 und 3 abgebildeten Schnitten nicht mit getroffen ist (vgl. auch Fig. 4—7), wie aus den nebenliegenden Schnitten der Serie hervorgeht, keine Betheiligung an diesen Knospen hat. Auch fehlen in diesem Stadium die von Roule angegebenen secundären Nucleolen (nucléoles adventifs) gänzlich (pag. 1071). Die Knospe besteht lediglich aus einem Theil des achromatischen Kernnetzes, dem Nucleoplasma, und aus einem Abschnitt der Kernmembran. In Fig. 4 ist ein Ei abgebildet, dessen Keimbläschenmembran abermals gleichförmig erscheint, in welchem aber neben dem Keimbläschen noch ein Gebilde vorhanden ist, das in allen Beziehungen den in Fig. 2 und 3 abgebildeten Knospen gleicht (*Ng*). Es ist also ohne Zweifel eine vom Kerne bereits abgelöste Knospe. Sie ist von allen Seiten vom Eiprotoplasma umgeben und erscheint in letzterem als ein helles Bläschen, in welchem man nur bei einer genaueren Untersuchung das achromatische Netz des Keimbläschens wiederfindet. Es sind das dieselben Bildungen, welche ich an meinen früheren Präparaten für Vacuolen gehalten habe. Wahrscheinlich meint Roule nichts Anderes, wenn er sagt: »Les nucléoles parvenus dans le vitellus sont entourés plus ou moins rapidement par une zone claire, d'abord assez confuse, puis nettement délimitée« (pag. 1071). Vielleicht haben Maurice & Schulgin dieselben Bildungen vor Augen gehabt, wenn sie sagen: »Autour du nucléus se trouve le vitellus nutritif; ce vitellus n'est pas compact, il renferme des cavités, des vésicules creuses répandues çà et là dans sa masse« (pag. 16).

Die folgenden Figuren stellen weitere Entwicklungsstadien der Eier dar (Fig. 5—8) und zeigen, dass der Knospungsprocess des Keimbläschens immer weiter fortschreitet. Man trifft jetzt keine Keimbläschen mehr, deren Membran sich gleichmäßig abgerundet

verhielte. Ihr Contour ist fast überall durch Einbuchtungen und Einschnitte unterbrochen — Verhältnisse, welche sämmtlich zu dem Knospungsprocesse in Beziehung stehen (Fig. 6 und 7). In Fig. 6 sind an der linken Seite des Keimbläschens (*kb*) vier im Entstehen begriffene Knospen vorhanden, und jede von ihnen enthält außer dem Kernnetze noch ein stärker lichtbrechendes Körperchen, das möglicherweise einem secundären Nucleolus ROULE's zu vergleichen wäre. Letzterer ist zunächst eben so achromatisch wie das Kernnetz selbst, und man irrt wohl kaum, wenn man seine Entstehung aus Verdichtungen dieses Netzes herleitet. An den Knospen der Keimbläschen jüngerer Eier (Fig. 2, 3) fand ich solche Bildungen nicht. Sie kommen aber sowohl in noch am Keimbläschen haftenden, als auch in bereits abgelösten Knospen älterer Eier (Fig. 6, 7) constant vor. Es ist daher sicher, dass sie bei *Distaplia* nach und nach, früher oder später, zur Entwicklung kommen. Der Fall, welchen ROULE bei *Phallusia* beschreibt, ist also wohl denkbar, indem diese Nucleolen bei dieser Ascidie sich eben sehr früh anlegen, ehe noch der Knospungsvorgang seinen Anfang nimmt.

Ich will diese Körperchen als Nucleolen bezeichnen, eine Benennung, welche ihnen aus morphologischen Gründen auch späterhin zukommt. Sowohl für die am Keimbläschen noch haftenden, als auch für die bereits abgelösten Knospen werde ich den Ausdruck Nucleogemma, Kernknospe, gebrauchen.

Das Protoplasma des Eies (Fig. 6) enthält außer den am Keimbläschen sitzenden Nucleogemmen noch eine größere Anzahl bereits freier Knospen (*Ng*). Sie sind zum Theil an der Peripherie des Eies, zum Theil noch in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens gelagert. In ihrer Structur stimmen die Nucleogemmen alle darin überein, dass jede von ihnen im Besitze eines wohlentwickelten, überall nachweisbaren Kernkörperchens ist. Die Membran, welche die Kernknospen umhüllt, ist immer deutlich ausgeprägt und trennt sie als eine scharfe Grenzlinie von dem umgebenden Eiprotoplasma ab.

Fassen wir nun diejenigen Eigenschaften der Nucleogemmen ins Auge, durch welche sie sich von einander unterscheiden, so fällt zunächst ihre Verschiedenheit in der Größe auf (Fig. 6—8 *Ng*). Die an die Peripherie des Eies gelangten sind durchschnittlich kleiner als die noch in der Umgebung des Keimbläschens befindlichen (Fig. 7). Aber auch unter den letzteren kommen auffallende Größenunterschiede vor. Ich verweise auf Fig. 2—8. — Es ist als eine Thatsache anzunehmen,

dass die Nucleogemmen bei *Distaplia* Anfangs eine verschiedene Größe besitzen. An der Peripherie des Eies gleichen sich diese Unterschiede aus. Wir können die Vermuthung aussprechen, dass die größeren von ihnen sich nach der Ablösung vom Keimbläschen theilen, ein Vorgang, den ich zwar nicht in allen seinen Phasen verfolgen konnte, auf welchen aber aus manchen Umständen mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden kann.

Mitotische Theilungsfiguren waren an jungen, eben frei gewordenen Nucleogemmen nirgends zu finden, was ja auch durch die Abwesenheit jeglicher chromatischer Elemente in ihnen zur Genüge erklärt wird. Für eine Theilung durch einfache Durchschnürungen, also durch einen Process, der auch der Entstehung dieser Knospen zu Grunde liegt, kann ich auf meinen Figuren manche Belege finden. So gewährt namentlich die Fig. 7 einige Configurationen dieser Gebilde, welche, wie mir scheint, in dieser Richtung gedeutet werden müssen. Es sind einfache, mehr oder weniger tief einschneidende Einbuchtungen der Membran der Nucleogemmen. In jeder Hälfte erkennt man dann oft sehr deutlich je ein Kernkörperchen, das wie früher nur als eine Verdichtung des Reticulums erscheint, in anderen Fällen aber schon jetzt sich deutlich zu färben beginnt. Ferner sind auch solche Bilder nicht gerade selten, wo zwei kleine Nucleogemmen dicht neben einander, aber völlig getrennt liegen — Erscheinungen, auf welche auch von einigen früheren Autoren (Roule pag. 1071) bereits aufmerksam gemacht wurde, und die ich selbst an meinen früheren Präparaten schon gesehen hatte (1). Nach allem Gesagten glaube ich im Rechte zu sein, wenn ich eine Theilung der größeren Nucleogemmen unmittelbar nach ihrer Loslösung vom Keimbläschen annehme. Bei den kleineren bedarf es einer solchen Annahme nicht, denn sie besitzen von vorn herein annähernd diejenige Größe, welche sie auch späterhin bewahren.

Die weiteren Unterschiede der frei gewordenen Nucleogemmen unter einander bestehen in ihrem Verhalten gegen die Farbstoffe. Die mehr central gelegenen färben sich fast gar nicht, während die peripheren durchweg die Farbstoffe begierig aufnehmen. Ich möchte sagen, dass sie sich an der Peripherie des Eies gleichsam individualisiren; sie sind vermöge dessen, sowohl an ganzen Eiern, als auch an Schnitten, an dieser Stelle leicht wahrzunehmen. Sie heben sich scharf vom umgebenden Eiprotoplasma ab, rufen den Eindruck von Zellen mit Membran und Kern (Nucleolus) hervor — es sind kurzum diejenigen Gebilde, welche wir mit dem Namen der »Testa-

zellen« zu bezeichnen pflegen. Es mag den eben erwähnten Umständen zugeschrieben werden, wenn die meisten früheren Forscher, auch ich selbst vor zwei Jahren (1), die »Testazellen« zuerst an der Peripherie des Eies sich bilden ließen.

Wir wollen nun die Umbildung der Nucleogemmen noch etwas genauer ins Auge fassen. Diese Aufgabe ist in so fern wesentlich erleichtert, als die gewünschten Übergangsstadien fast an jedem geeigneten Präparate vorhanden sind.

An den Nucleolen ist vor Allem ein fortschreitendes Wachsthum zu constatiren, wobei wir ohne Weiteres annehmen können, dass sie in derselben Weise, wie sie entstanden sind, auch weiterhin an Volumen zunehmen: sie werden größere Partien des Reticulums in sich aufnehmen, sich mehr und mehr verdichten und demgemäß sich immer deutlicher und deutlicher färben (Fig. 6—8). Selbst im Stadium der Fig. 6 lassen aber die peripheren Nucleogemmen keine Differenzirungen in ihren Nucleolen erkennen. Letztere sind Gebilde, welche in ihrem Habitus dem Nucleolus des Keimbläschens durchaus ähnlich sehen.

Schon im Stadium der Fig. 8, in welchem die Reihe der peripheren Nucleogemmen noch vielfach größere Lücken enthält, kommen nun Erscheinungen zum Vorschein, welche von großem Interesse sind. Es sind nämlich mitotische Theilungsprocesse. Letztere wurden bislang an diesem Orte nicht beobachtet. Ich fand bereits vor zwei Jahren (1) unzweifelhafte Andeutungen solcher Bildungen an einem in Flemming'scher Chrom-Osmium-Essigsäure conservirten Ovarium, während an den Sublimatpräparaten keine Spur davon zu sehen war. Jetzt, an Sublimat-Eisessig-Objecten, treten die Mitosen sehr prägnant hervor (Fig. 8 und 11) und würden auch eine tiefgehendere Analyse ihrer Theilungsphasen zulassen, wenn nicht ihre Kleinheit eine genauere Untersuchung als wenig lohnend erscheinen ließe.

Viel wichtiger war die Frage, welche Theile einer Nucleogemma dieses Entwicklungsstadiums in die mitotische Figur einbezogen werden.

Es ist kaum anzunehmen, dass der Nucleolus allein sich in die Chromatinschleifen auflöse. Dazu ist seine Größe wohl nicht ausreichend. Viel plausibler, auch aus anderen Gründen, erschien die Annahme, dass die Hauptmasse der Figur vom Reticulum selbst herrührt. Dasselbe stammt ja in letzter Instanz vom Netz des Keimbläschens her, und seine weitere Entwicklung zeigt, dass es sich

wie der Nucleolus der Nucleogemmen allmählich verdichtet, wodurch das ganze Gebilde an Volumen etwas abnimmt, wodurch aber auch die Fähigkeit des Reticulums, Farbstoffe zu fixiren, zunimmt. In dem Entwicklungsstadium der Fig. 8 ist daher dasselbe intensiv gefärbt.

Gerade vermöge der Dichtigkeit des Reticulums ist es schwer zu entscheiden, ob dasselbe aus einem ununterbrochenen Netzwerke oder aus einzelnen Schleifen von rosenkranzartig angeordneten Chromatosomen besteht. — Jedenfalls kann nicht daran gezweifelt werden, dass im Reticulum der Nucleogemmen nach und nach chromatische Elemente zur Entwicklung gelangen und an einen achromatischen Theil des Netzes gebunden bleiben. Ihre Entstehungsweise können wir um so leichter begreifen, als wir dieselbe mit der Bildungsgeschichte des Nucleolus zu vergleichen haben.

Es würde demnach der ganze Inhalt einer peripher liegenden Nucleogemma 1) aus einem Nucleolus, der sich früher als die anderen chromatischen Elemente entwickelt, 2) aus einem chromatischen Kerngerüst, 3) aus einem hellen Nucleoplasma und 4) aus einer chromatischen Membran bestehen. Es tritt also in diesem Stadium eine Sonderung der Substanzen der Nucleogemma ein, welche namentlich an solchen Elementen zu einem scharfen Ausdruck kommt, welche in mitotischer Theilung begriffen sind. Es erscheint in letzteren Fällen nur die Kernfigur gefärbt; der übrige Inhalt bleibt farblos (vgl. Fig. 8 und 12). Der Nucleolus spielt bei der Mitose der Nucleogemmen dieselbe Rolle, wie auch bei anderen bekannten indirecten Kerntheilungsprocessen; er löst sich im Knäuelstadium des Kernes auf, und seine Substanz wird wahrscheinlich in den Knäuelfaden selbst aufgenommen.

Beim Beginn der Prophasen wird auch die Membran der Kernknospe weniger deutlich und scheint während der Anaphasen zu schwinden, um sich später abermals zu bilden (vgl. Fig. 12).

Die geschilderten Mitosen sind an Schnittpräparaten nicht gerade häufig anzutreffen. Es bedarf oft eines längeren Suchens, um eine recht prägnante Form derselben aufzufinden. Am häufigsten sah ich Spindelformen, und es scheint mir, als ob die Achse der letzteren in keiner Abhängigkeit von irgend einer bestimmten Ebene des Eies stünde. Man sieht Spindeln, deren Achse sowohl radiär, als auch tangential gerichtet ist (vgl. Fig. 8 und 12).

Nach Vollendung der mitotischen Theilung kehren die peripheren Kernknospen zu ihrem früheren Zustande zurück und zeigen keinerlei Abweichungen von ihrer vorherigen Structur.

Es ist nicht möglich, zu entscheiden, ob alle vorhandenen peripheren Nucleogemmen, ehe die weiteren Processe beginnen, sich theilen. Nach der geringen Anzahl der vorkommenden Mitosen muss man annehmen, dass die Theilungen längere Zeit fortdauern, oder dass sie nicht für alle Nucleogemmen unbedingt nothwendig sind. Letztere Annahme hat weniger Wahrscheinlichkeit für sich.

Wenn wir nach allem Mitgetheilten bisher gezwungen waren, die Nucleogemmen als Kerne zu betrachten, so besteht ihre weitere Entwicklung darin, dass sie sich in Zellen umwandeln. An der Peripherie eines nur etwas älteren Eies, als das der Fig. 8, sieht man das Protoplasma um die peripheren Nucleogemmen sich etwas intensiver färben (Fig. 11). Zugleich senkt sich die Peripherie des Eies zwischen je zwei Nucleogemmen etwas ein, bildet Einschnitte, welche sich zunächst als mehr oder weniger deutliche Grenzlinien in die Tiefe fortsetzen (Fig. 12). Ich kann nicht mit Bestimmtheit sagen, ob das *Distaplia*-Ei schon in diesem Stadium eine gesonderte Membran besitzt oder nicht. Jedenfalls könnte die oft deutlich wahrnehmbare Contourlinie des Eies als eine solche in Anspruch genommen werden. Man könnte dann auch annehmen, dass es gerade die Eihaut ist, welche Fortsätze in das Eiinnere behufs der Abgrenzung des an die Nucleogemmen herantretenden Protoplasmas sendet. An älteren Eiern sind die Abgrenzungen jedenfalls noch viel deutlicher, und schließlich trifft man Stadien, an welchen die Kernknospen sammt ihrem specifischen Protoplasma von allen Seiten her vollkommen vom Eiprotoplasma geschieden sind. Hierbei schnüren sie sich auch von der Peripherie des Eies nach innen ab und sind dann rund herum vom Eiprotoplasma umgeben. Die ursprüngliche Nucleogemma bildet nun den Mittelpunkt einer Zelle, welche von jetzt ab sich anschickt, aus dem Ei herauszutreten.

Wahrscheinlich haben VAN BENEDEN & JULIN dieses Stadium vor Augen gehabt, wenn sie uns mittheilen, dass »les cellules de l'assise interne (»»couche du Testa««) ne deviennent pas seulement plus nombreuses; elles grossissent, font plus fortement saillie dans le vitellus qu'elles dépriment et deviennent hémisphériques ou même globuleuses. Leur contour devient très peu apparent; elles acquièrent le même indice de réfraction à peu près que le vitellus ovulaire« (pag. 356).

Das Protoplasma dieser Zellen, für welche letzteren ich vorläufig den Namen »Testazellen« noch behalten will, ist Anfangs gleichmäßig granulirt wie das des Eies (Fig. 13), allmählich aber

bilden sich in demselben hellere Partien aus, und man kann dann in ihm ein protoplasmatisches sich theilweise färbendes Netz von helleren mit Flüssigkeit gefüllten Maschen unterscheiden (Fig. 14).

Noch bevor diese Zellen aus dem Ei heraustreten, zerfällt das Protoplasma des letzteren in Dotterkörper (vgl. Fig. 15, 16). Die »Testazellen« liegen dann zwischen den letzteren eingebettet, rücken allmählich ganz zur Peripherie und treten schließlich aus dem Ei heraus (Fig. 35). Es entsteht zur selben Zeit, vielleicht unter Aufnahme von Flüssigkeit, vielleicht durch eine Contraction des Eies, ein Raum zwischen der Peripherie desselben und dem Follikelepithel, welcher eben von den »Testazellen« eingenommen wird. An befruchteten Eiern (Fig. 33) liegen sie in einer Reihe um das ganze Ei, welches jetzt mit einer überall deutlich nachweisbaren Eihaut umgeben ist.

Die weiteren Schicksale der »Testazellen« sollen im zweiten Theile dieser Arbeiten berücksichtigt werden. Es sei hier nur erwähnt, dass sie während der embryonalen Entwicklung sich vollkommen passiv verhalten, zum Theil in die Embryonalhöhlen eindringen, zum Theil aber den großen Entodermzellen als Nahrungsmaterial dienen. Diese Schicksale bestätigen die Ansicht, dass die »Testazellen« zu keiner weiteren Gewebsbildung der Ascidienlarve beitragen. Die frühere Anschauung, dass sie zur Herstellung des Mantels verwendet werden, hat sich schon durch die Untersuchungen O. Hertwig's (**1**) als irrthümlich erwiesen.

Aus den in diesem Capitel mitgetheilten Erfahrungen am *Distaplia*-Ei geht hervor, dass alle diejenigen Forscher, Kupffer an der Spitze, welche eine intraovale Entstehung der »Testazellen« annahmen, im Rechte waren. Es ist aber das Verdienst von Fol (**1**, **3**), zuerst auf die Knospungserscheinungen des Keimbläschens aufmerksam gemacht zu haben. Dass Fol aus diesen Knospen nicht die »Testazellen«, sondern die Follikelzellen entstehen ließ, ist vielleicht ein Missgriff, der um so leichter begreiflich wäre, wenn man sich erinnert, dass Fol sich nicht der Schnittmethode bediente. Es kann aber auch sein, dass gemäß der Angabe Fol's bei *Ciona intestinalis* auch die Follikelzellen vermittelst der Nucleogemmen gebildet werden. Dann würde aber dieser Umstand darauf hinweisen, dass die sogenannten Follikelzellen der *Ciona* keine solchen sind, sondern vielleicht sammt den wahren »Testazellen« dieser Ascidie als Homologa der »Testazellen« der *Distaplia* aufzufassen wären. Es ist

dies allerdings eine Frage, welche ich vorläufig nicht entscheiden kann, auf welche ich aber in nächster Zeit genauer einzugehen Gelegenheit finden werde.

Jedenfalls entstehen die Nucleogemmen bei Fol dadurch, dass Chromatinpartikelchen sich vom Keimbläschen ablösen und mit einem Theil des Eiprotoplasmas umgeben. Die Frage aber, ob der Keimfleck sich an diesem Processe direct betheiligt, lässt Fol unentschieden, scheint indessen eher geneigt zu sein, eine solche Betheiligung anzunehmen. »Chez *Ciona intestinalis*,« sagt Fol, »ce nucléole a une tendence bien évidente à ce placer dans le voisinage immédiat des noyaux folliculaires en voie de formation (Pl. VII Fig. 1 et 4 *n*). Le fait n'est pas constant, mais il est trop fréquent, si l'on ne tient compte que des noyaux qui sont encore réellement au début de leur formation, pour n'avoir pas quelque raison d'être« (4 pag. 133).

Die »Testa«-Elemente leitet Fol genetisch von dem peripheren Eiprotoplasma ab und stimmt darin mit der Auffassung Kupffer's überein.

Ein Schritt weiter ist durch die Arbeit Roule's geschehen, der sowohl die Follikelzellen, als auch die Testazellen von Knospen des Keimbläschens ableitet. Sind einmal die Follikelzellen gebildet, so schreitet der Knospungsprocess weiter, führt aber von nun an zur Bildung der Testazellen. Roule unterscheidet neben dem großen Keimfleck noch mehrere secundäre Nucleolen. Mit dem ferneren Wachsthum des Eies sollen sich diese Nucleolen theilen, an die Peripherie des Keimbläschens rücken und schließlich in das Eiprotoplasma gelangen. Wir haben gesehen, dass bei *Distaplia* solche Nucleolen erst später beim Abschnüren der Nucleogemmen zur Entwicklung kommen. Es ist daher sehr wohl möglich, dass sie bei den Phallusien bereits viel früher sich anlegen. Das Verdienst Roule's ist es, Fol's Angaben in gewisser Hinsicht corrigirt, zugleich aber den wahren Modus der Entstehung der »Testazellen« erkannt zu haben. Seine Arbeit bildet für mich eine wichtige Stütze, namentlich wenn es sich darum handelt, den von mir für *Distaplia* festgestellten Entwicklungsprocess der »Testazellen« zu verallgemeinern. Aber auch aus theoretischen Gründen besteht für mich gar kein Zweifel, dass die Kerne der »Testazellen« in allen Fällen Derivate des Keimbläschens sind. Ich hoffe in dem Capitel »über die morphologische Bedeutung der Testazellen« (unten pag. 138 ff.) diese Anschauung näher begründen zu können.

3. Das weitere Verhalten der Follikelzellen.

Was die Entstehung der Follikelzellen angeht, so erwähnte ich bereits, dass ich hierin mit VAN BENEDEN & JULIN vollkommen übereinstimme. Nach allem im vorigen Capitel Beschriebenen braucht es indessen kaum hervorgehoben zu werden, dass auch in der weiteren Entwicklung das Follikelepithel nirgends auch nur eine Spur einer näheren Beziehung seiner Zellen zu den Nucleogemmen zeigt. Überall und in allen Stadien konnte zwischen Ei und Follikelzellen eine scharfe Grenze nachgewiesen werden. Wir können somit die weitere Entwicklung der letzteren in Kürze für sich betrachten.

Wie wir schon früher sahen, besteht das Follikelepithel Anfangs aus nur sehr wenigen flachen Zellen mit länglichen, spindelförmigen Kernen. Nach und nach tritt eine Vermehrung dieser Zellen ein, welche bald ein rascheres Tempo einschlägt (Fig. 1—8). Durch zahlreiche mitotische Kerntheilungsprocesse häufen sich die Zellen an, verlieren hierbei ihre langgestreckte Form und finden in einer Reihe keinen hinreichenden Platz mehr: viele von ihnen werden nach innen geschoben, wodurch stellenweise eine zweite innere Schicht zum Vorschein kommt (Fig. 8). Wahrscheinlich ist es gerade dieses Stadium, welches VAN BENEDEN & JULIN verleitet hat, eine Spaltung des Follikelepithels in zwei gesonderte Schichten anzunehmen, von welchen die eine, innere, die »Testazellen« liefert. Zur Zeit wenn die Eireifung nahezu vollendet ist, theilt sich nach den beiden Autoren das äußere secundäre Follikelepithel abermals in zwei Schichten. »L'interne,« meinen VAN BENEDEN & JULIN, »adhérente à la membrane ovulaire devient la couche spumeuse de l'oeuf pondu; l'externe reste en place, à la face interne de la membran anhyste (Basalmembran) du follicule« (pag. 358). VAN BENEDEN & JULIN nehmen daher an, dass das reife Ei folgende fünf Hüllen besitzt: »la couche du testa, l'enveloppe ovulaire anhyste (Eihaut), l'épithélium interne du follicule, l'épithélium externe du follicule, la membrane anhyste du follicule« (pag. 358).

Bei *Distaplia* verhält es sich anders. Beim weiteren Wachsthum des Eies übt letzteres einen bedeutenderen Druck auf das Follikelepithel aus, welches in Folge dessen sich mächtig ausdehnt. Durch diese mechanische Wirkung seitens des Eies rücken die Follikelzellen der stellenweise entwickelten inneren Reihen wiederum zwischen die Zellen der äußeren hinein und das Follikelepithel wird abermals einschichtig (Fig. 15).

So deutlich dasselbe in allen Fällen vom Ei gesondert ist, so sind die Grenzen zwischen seinen Zellen, namentlich in früheren Stadien, nicht gut zu sehen, und an Zuständen, wie sie in Fig. 8 abgebildet sind, macht die follikuläre Hülle überhaupt eher den Eindruck einer continuirlichen kernhaltigen Protoplasmamasse, als eines aus gesonderten Zellen bestehenden Gewebes. Selbst nachdem die Zellen sich wieder in einer Reihe liegend präsentiren, sind die Grenzen nicht überall deutlich zu sehen, obwohl die Lage der Grenzlinien leicht aus ihrer Configuration erschlossen werden konnte (Fig. 15, 16 und 35 *Fl*). An Eiern, deren Protoplasma eben in Dotterplättchen zerfallen ist (Fig. 15), erscheinen die Follikelzellen noch cubisch. Beim ferneren Wachsthume des Eies platten sie sich immer mehr und mehr ab (Fig. 16). Am befruchteten Ei endlich erscheinen sie wiederum lang-spindelförmig (Fig. 35). Dieser Process geht während der embryonalen Entwicklung noch weiter, bis die ganze Schicht in einer schmalen Linie mit eingesäten ganz flachen länglichen Kernen ihren Ausdruck findet.

Das Follikelepithel hat in diesem Stadium dieselben histologischen Merkmale wie diejenige Hülle, welche Fol als zweite Follikelschicht bei *Ciona intestinalis* beschreibt. »Sur des préparations bien colorées,« sagt Fol, »on voit que cette membrane n'est point anhyste, comme on pourrait le croire à première vue, mais qu'elle présente de place en place des noyaux lenticulaires qui, à l'endroit où ils se trouvent, produisent un renflement de la cellule plate et rubanée« (4 pag. 127). Fol glaubt weiterhin, dass die Zellen dieser Hülle, eben so wie die Zellen seiner »couche spumeuse« vom Keimbläschen abstammen, sich aber frühzeitig zu einer continuirlichen Schicht anordnen. Ob das Follikelepithel der *Distaplia* der couche folliculaire membraniforme Fol's verglichen werden kann, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Van Beneden & Julin haben mit besonderer Sorgfalt die Eihüllen der *Clavellina* studirt (2) und bringen auch ihre Befunde mit den Angaben Fol's in Einklang. Nach ihnen theilt sich die äußere Lage des secundären Follikelepithels abermals in zwei Schichten, »l'une adjacente a l'enveloppe ovulaire et homologue à la couche papillaire ou spumeuse des autres ascidiens, l'autre accolée à la membrane anhyste du follicule et homologue à la membrane décrite par Fol chez *Ciona intestinalis* sous le nom de couche folliculaire membraniforme« (2 pag. 369). Das anfängliche Follikelepithel lässt also, nach den beiden Autoren, fünf discrete Bildungen aus sich hervorgehen.

Das Follikelepithel der *Distaplia* spaltet sich unserer Beschreibung gemäß in keine weiteren Schichten und wird sammt dem Ei aus dem Ovarium ausgestoßen. Dasselbe zeigt eben so wenig wie bei *Clavellina* jene merkwürdigen Differenzirungen seiner Zellen, jene Bildungen von Papillen, welche z. B. KUPFFER[1] bei seiner *Ascidia canina* beschrieben und abgebildet hat (**1**).

4. Über die morphologische Bedeutung der sogenannten Testazellen.

Diejenigen Forscher, welche bisher die Entwicklungsgeschichte des Ascidieneies studiren, haben nur wenige Angaben über die Bedeutung der »Testazellen« gegeben. Bis zum Jahre 1873, in welchem die bekannte Arbeit von O. HERTWIG »über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten« (**1**) erschien, glaubte man, dass sie zur Bildung der Tunica verwendet werden. Diese Annahme fand auch abgesehen von der HERTWIG'schen Untersuchung nur wenig Anklang. Überall, wo man thierische Hüllen entstehen sah, konnten sie auf Epiblastproducte zurückgeführt werden, und es blieb auch damals unklar, warum der Tunicatenmantel einem so eigenthümlichen Processe seine Entstehung verdanke.

Nach dem Erscheinen der HERTWIG'schen Arbeit ist die Bedeutung der »Testazellen« noch dunkler geworden, indem auch jene einzige Hypothese, so ungenügend sie auch war, aus dem Wege geräumt werden musste. An ihre Stelle ist bisher noch keine neue, einigermaßen befriedigende Deutung der »Testazellen« getreten. Auch FOL war in dieser Beziehung nicht glücklicher als seine Vorgänger. Auf die Verhältnisse bei *Doliolum* hinweisend, bei welchem die »Testazellen« sammt der sich um dieselben entwickelnden Gallerte länger bestehen bleiben, glaubte FOL annehmen zu dürfen, dass diese beiden Elemente (»Testazellen« und Gallerte) eine provisorische Larvenhülle herstellen, welche bei den Vorfahren der Tunicaten eine größere Rolle spielte, als es bei den jetzt noch lebenden Formen der Fall ist. »Tous les auteurs,« sagt FOL, »qui se sont occupés de ce

[1] Die von KUPFFER für die Follikelzellen angegebenen histologischen Umbildungen haben eine große Ähnlichkeit mit den Differenzirungen, welche die »Testazellen« der *Distaplia* nach ihrem Austritt aus dem Ei erfahren. Außerdem zeichnen KUPFFER (**1** Taf. VIII Fig. 2 u. 3) und KOWALEWSKY (**2** Taf. X Fig. 4) um ihre Follikelzellen noch eine dünne Hülle, welche wohl der couche folliculaire membraniforme FOL's zu vergleichen ist.

sujet jusqu'à présent, se sont partagés en deux camps; les uns regardaient la couche granuleuse avec sa gélée comme l'origine du manteau, les autres en faisaient un organe rudimentaire et sans aucune utilité. Le juste milieu n'a pas encore trouvé de défenseurs, et pourtant c'est là, comme d'habitude, qu'il faut chercher la vérité. Il me semble admissible,« fährt Fol weiter fort, »que ce testa larvaire, comme je n'hésite pas à l'appeler, ait joué un rôle plus considérable chez les ancêtres des Tuniciers actuels, et que ses fonctions aient diminué, à mesure que la véritable tunique est devenue plus importante et plus précoce« (4 pag. 150).

Die larväre Hülle Fol's wäre also nach und nach, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung des Tunicatenstammes, verdrängt und durch den Cellulosemantel ersetzt worden. Wir hätten also in dem »Testa larvaire« ein in Rückbildung begriffenes Organ vor Augen, das unter den jetzt lebenden Tunicaten vielleicht nur noch bei *Doliolum* eine gewisse Bedeutung hat.

So wenig Fol's Ansicht zur Erklärung der morphologischen Bedeutung der »Testazellen« führt, so leitet sie uns wenigstens auf einen Standpunkt hin, von welchem aus der ganze Vorgang noch am besten zu begreifen ist. Erwägt man aber den Umstand, dass die »Testazellen«, wie es bei *Distaplia* der Fall ist, Producte des Keimbläschens sind, so erscheint Fol's Hypothese auch als eine solche ungenügend.

In den letzten Decennien haben wir aus vielen schönen Arbeiten die hohe Bedeutung der Kerne in den Zellen, der Keimbläschen im Eie hinlänglich kennen gelernt, und können nicht annehmen, dass Theile eines so wichtigen Organs, wie es das Keimbläschen ist, zur Herstellung einer provisorischen Hülle verbraucht werden könnten. Wir müssen in Folge dessen den »Testazellen« eine viel tiefere Bedeutung beimessen. Wir müssen versuchen, sie mit den sonstigen Erscheinungen am thierischen Eie in Einklang zu bringen, mit bekannten Processen, bei welchen das Keimbläschen eine ähnliche Rolle spielt, wie bei der Bildung der »Testazellen«.

Dabei könnte zu allererst an die Polkörperchen gedacht werden, eine Ansicht, welche bereits von Semper aufgestellt wurde (pag. 11). Eine solche Homologisirung ist aber aus verschiedenen Gründen nicht durchzuführen, worauf auch Fol (4, pag. 154) aufmerksam macht. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Polkörper nur an reifen, befruchtungsfähigen Eiern gebildet werden, dass sie aus den Producten eines bereits zum Vorgange der Befruchtung umgewandelten

Keimbläschens durch mitotische Theilung entstehen, ferner endlich, dass echte Polkörper neben den »Testazellen« bei den Ascidieneiern vorkommen.

Nachdem dieser Vergleich gescheitert war, musste nach anderen Vergleichungsobjecten gesucht werden, welche etwa dazu geeignet wären, ein Licht auf die morphologische Bedeutung der »Testazellen« zu werfen. Es war nicht anzunehmen, dass ein solches Object sich bei den Ascidien selbst finden würde. Nach Allem, was bis jetzt über die »Testazellen« der Ascidien bekannt ist, verhalten sie sich überall gleichartig, zeigen keinerlei Varietäten, welche zur Lösung der aufgeworfenen Frage von Bedeutung wären. Ihre späteren Schicksale deuten überall darauf hin, dass sie für die weitere Entwicklung des Embryo und der Larve ohne Bedeutung sind: sie nehmen an keinem bleibenden Gewebe der Larve Antheil, ja dienen sogar, wie ich es schon hervorgehoben habe, den großen Entoblastzellen des Embryo zum Theil als Nahrungsmaterial.

Wenn die Hoffnung auch aufgegeben werden musste, bei den Ascidien selbst das gewünschte Vergleichungsobject zu finden, so war doch immerhin zu versuchen, ob ein solches sich nicht bei diesem oder jenem Repräsentanten der Tunicatengruppe finden ließe. Man musste vor allen Dingen sich darüber klar werden, dass nur ein solches Object die Bedeutung der fraglichen Zellen aufhellen würde, bei welchem sie keine rudimentären Bildungen sind, sondern nach ihrer Abschnürung vom Ei in Thätigkeit bleiben, also eine fortschreitende Entwicklung nach dieser oder jener Richtung noch durchzumachen haben.

Im vorigen Jahre vereinbarte ich mit Professor Dohrn, dass ich für die Fauna und Flora des Golfes von Neapel die Gruppe der Appendicularien bearbeiten wolle, und das Studium des Ovulationsprocesses dieser Thiere hat mir die Bedeutung der Testazellen vollkommen aufgeklärt.

In der Beschreibung der Ovogenese bei den Appendicularien werde ich mich an dieser Stelle sehr kurz fassen, um so mehr, als ich anderswo eine ausführliche Darlegung dieses Processes zu geben habe. Ich erwähne hier also nur das, was zum Verständnis der morphologischen Bedeutung der Testazellen der Ascidien förderlich sein kann.

In seiner grundlegenden Arbeit über die Appendicularien der Meerenge von Messina hat Fol (2) keine näheren Angaben über die Entstehung der Eier dieser Thiere gemacht. Er bildet zwar auf

Taf. VI Fig. 5 ein Ovarium von *Fritillaria furcata* ab, aber dasselbe ist eigentlich nichts Anderes als ein Haufen reifer Eier. »L'ovaire jeune,« sagt Fol, »est opaque et son parenchyme se compose de petits globules; ces globules paraissent se réunir par petits groupes, et chaque groupe s'entourer d'une membrane (pl. VII fig. 6*o*). Plus tard les globules disparaissent, et de chacun de ces groupes est résulté un oeuf avec son nucléus« (2, pag. 15). Nach meinen Untersuchungen ist der Ovulationsprocess bei *Fritillaria* viel complicirter, als es nach der Angabe Fol's scheinen möchte. Ich kann mich um so mehr auf die Resultate meiner Beobachtungen stützen, als dieselben fast in allen Punkten mit denjenigen von Lee übereinstimmen. Ich werde bei einer anderen Gelegenheit näher auf die ausgezeichnete Untersuchung von Lee eingehen.

Ein junges Ovarium von *Fritillaria furcata* Fol besteht Anfangs aus einem Agglomerat von nur wenigen Zellen, welche wahrscheinlich wie bei den Ascidien mesodermalen Ursprunges sind. Ich werde sie künftighin als Ooblasten bezeichnen. Die Grenzen zwischen den Zellen sind Anfangs noch deutlich. Jede von ihnen besitzt einen schönen großen Kern, der in seinem Inneren zwar keinen größeren Nucleolus erkennen lässt, dafür aber aus einem dichtgedrängten, zahlreiche chromatische Körperchen enthaltenden Netze besteht. Diese Ooblasten finden sich umgeben von einer continuirlichen Lage länglicher, cubischer Zellen, welche also das ganze Organ nach außen hin abgrenzen. Auf dem folgenden Stadium ist das Ovarium bedeutend gewachsen, wobei die Zellen der äußeren Lage merklich dünner und länger geworden sind. Die inneren Zellen, Ooblasten, scheinen an Zahl nicht zugenommen zu haben, dafür sind sie um Vieles voluminöser geworden, haben sich gegenseitig abgeplattet und lassen von nun an keine sie von einander trennende Grenzlinien unterscheiden (Fig. 17). Die großen Kerne oder Karyoblasten (*kb*) liegen jetzt in einer gemeinsamen, fein granulirten Protoplasmamasse, wobei sie um das Centrum der letzteren gruppirt erscheinen. In diesem Zustande wächst das Ovarium immer weiter, was zu einer noch bedeutenderen Abplattung der äußeren Hüllzellen führt. Die innere Beschaffenheit der Kerne hat sich bislang nur wenig verändert. Wie früher zeigen sie keine größeren Nucleolen, dafür treten im Kernnetze eingelagerte, größere Chromatinkörnchen deutlicher zum Vorschein (Fig. 17 *Kb*).

Nun beginnt ein Process, auf den es uns hier hauptsächlich ankommt. Jeder der großen Kerne des Syncytiums fängt an Knospen abzuschnüren, welche Anfangs wie die Nucleogemmen der *Distaplia*

hell und durchsichtig sind. Man findet aber hier constant von Anfang an ein oder zwei Chromatinkörnchen in ihnen eingelagert, und es ist äußerst wahrscheinlich, dass diese Gebilde direct von der chromatischen Substanz des betreffenden Karyoblasten herstammen. Das bei den Nucleogemmen der *Distaplia* so deutliche Reticulum ist hingegen hier kaum wahrzunehmen. Die Configuration und die Größe der Nucleogemmen ist aber bei *Fritillaria* constant. Nach ihrer Ablösung vom Mutterkern bewegen sie sich an die Peripherie des Syncytiums, welches an der betreffenden Stelle eine Hervorwölbung seiner Substanz erkennen lässt (Fig. 17 links), wodurch die hier anwesenden Hüllzellen sich noch mehr ausdehnen und abplatten (*Flk*). Sie lassen dann von ihrem Zellenleib nichts mehr wahrnehmen, sondern präsentiren sich als eine scharfe Grenzlinie, welche nur an der Stelle des stets deutlichen Kernes eine größere Dicke erreicht. In eine solche Hervorwölbung des Syncytiums tritt nun die Nucleogemme ein (Fig. 17 *Ng*), worauf sich das ganze Gebilde vom gemeinsamen Boden abzuschnüren beginnt. — Nachdem dieser Vorgang eine Zeit lang angedauert hat, findet man die ganze Peripherie des Syncytiums von immer größer werdenden Zellen umgeben, welche ihrerseits in eine zellige (follikuläre) Hülle eingeschlossen sind. Diese Zellen (Fig. 17 *Ov*) sind eben nichts Anderes, als junge Eier mit ihrem Follikelepithel.

Auf die geschilderte Weise geht die Entwicklung der Eier bei *Fritillaria furcata* immer weiter. Sowohl die Substanz der Kerne, als auch des gemeinsamen Protoplasmas wird durch die fortwährende Abgabe von Eiern reducirt, bis schließlich, wie es scheint, der letzte Rest beider Substanzen sich in eine Eizelle umbildet. Dann stimmt das Bild des Ovariums genau mit der erwähnten, von Fol gegebenen Figur überein.

Vergleichen wir nun den Modus der Bildung der Eier bei *Fritillaria* mit der Entstehungsweise der »Testazellen« der *Distaplia*, so können wir nicht umhin, eine große Übereinstimmung in beiden Vorgängen zu finden.

Bevor wir indessen diesen Vergleich mit Erfolg durchführen können, müssen wir uns die Frage vorlegen, was denn das Ei der Ascidien selbst ist. Nach allem Gesagten kann dasselbe nicht mit einem Ei der *Fritillaria* homologisirt werden. Wir müssen vielmehr zurückgreifen und sehen, ob wir die Ascidien-Eier mit einem der Ooblasten des *Fritillaria*-Ovariums vergleichen können. Dass letztere bei *Fritillaria* im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung verschmelzen,

ist wohl kein Einwand gegen unseren Vergleich; denn wenn diese Zellen gesondert entstehen, so kann man sich leicht vorstellen, dass sie auch weiterhin getrennt bleiben. Bei unserer Annahme würden ja gerade die Ascidien einen solchen Fall bieten. Die Thatsache, dass der ganze Complex der Ooblasten von *Fritillaria* von einer gemeinsamen Follikelhülle umgeben wird, kann jedenfalls als ein secundärer Zustand aufgefasst werden. Die Urkeimzellen sind phylogenetisch ältere Gebilde, als ihre zellige Hülle, und hat daher letztere sich an das Verhalten dieser Zellen anzupassen.

Wir können also jetzt mit Recht den Schluss ziehen, dass das Ei der Ascidien eigentlich kein solches im gewöhnlichen Sinne ist. Es ist vielmehr ein Ooblast, welcher erst Eier producirt.

Wesshalb diese Eier, mit Ausnahme eines einzigen bei den Ascidien, rudimentär geworden sind, wesshalb sich der Ooblast, wie es scheint, selbst in ein Ei umbildet — das sind weitere, auf der Hand liegende Fragen, welche wir im Folgenden zu beantworten versuchen werden.

Wir müssen vor Allem im Auge behalten, dass die sämmtlichen Ooblasten der *Fritillaria* sich durch den beschriebenen Process in Eier umwandeln; es wird also das ganze Material zur Eibildung verbraucht. Dadurch wird eine große Anzahl von Keimzellen erzeugt, aber keine derselben besonders bevorzugt. Sollte nun aber der Fall eintreten, dass eine solche Massenproduction der Eier aus irgend einem Grunde nicht mehr nothwendig erschiene, so können wir den beschriebenen Vorgang uns nach zweierlei Richtungen modificirt denken. Wir können uns erstens vorstellen, dass aus demselben Material eine geringere Anzahl gleichwerthiger Eier hervorgeht, wodurch aber jedes Ei größer wird. Zweitens kann derselbe Zweck auch dadurch erreicht werden, dass bei der ursprünglichen Anzahl der Eier die einen von ihnen zum Nachtheile der anderen bevorzugt werden. Es wird sich eine Ungleichheit in der Vertheilung des Bildungsmaterials einstellen, in Folge welcher die bevorzugten Eier größer werden, die übrigen hingegen kleiner. Hiermit wird auch die Entwicklungsfähigkeit der letzteren beeinträchtigt — sie werden rudimentär, abortiv.

Die Entwicklungsgeschichte des Ascidien-Eies vertritt den zweiten Typus, und zwar ist der Selectionsprocess hier so weit vorgeschritten, dass aus einem Ooblasten nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei entsteht, während alle übrigen abortiv werden.

Ich brauche kaum darauf hinzuweisen, dass solche Selections-

processe in der Bildungsgeschichte der Eier im Thierreiche außerordentlich zahlreich sind. Überall da, wo die Eier außerhalb des mütterlichen Organismus befruchtet werden, wo also eine gleichmäßige Befruchtung eines jeden Eies weniger gesichert erscheint, ist ihre Production immer eine massenhafte. Schon in denjenigen Fällen, in welchen der Befruchtungsprocess sich im mütterlichen Organismus vollzieht, wo also die Möglichkeit eines Fehlschlagens desselben so gut wie ganz ausgeschlossen ist, tritt eine beträchtliche Verminderung in der Production der Eier ein. Die Zahl der letzteren sinkt noch mehr, wenn ein Theil ihrer weiteren Entwicklung unter dem Schutze des Mutterthieres abläuft. Das Minimum wird aber erst dann erreicht, wenn die ganzen embryonalen Processe sich im Mutterleibe vollziehen.

Ein illustrirendes Beispiel gewähren uns hierin die Amphibien: die große Anzahl der Eier bei den Fröschen und Kröten vermindert sich innerhalb dieser Classe so sehr, dass bei *Salamandra atra* in beiden Uteris nur je ein einziger Embryo zur Entwicklung kommt, der aber dann auch seine Metamorphose im Mutterleibe durchmacht. Die übrigen in je einem Uterus erzeugten Eier dienen dafür diesem Embryo als Nahrungsmaterial.

Während nun bei den Appendicularien, speciell bei *Fritillaria*, die Befruchtung außerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet, indem die reifen Eier durch Dehiscenz der das Ovarium umgebenden Wandungen (vgl. auch Fol 2) ins Freie gelangen, vollzieht sich der Befruchtungsvorgang bei den Ascidien in der Cloake des Mutterthieres. Die Zeitdauer hingegen, innerhalb welcher die befruchteten Eier sich im Mutterthiere weiter entwickeln, scheint eine ziemlich verschiedene zu sein. So giebt Kupffer für seine *Molgula*-Arten an, dass das Ei noch vor der Furchung ausgeworfen werde und sich im Freien weiter entwickle (2, pag. 361). Bei *Distaplia*, und wahrscheinlich auch bei allen übrigen zusammengesetzten Ascidien, entwickeln sich die Eier bis zur Ausbildung der geschwänzten Larve in besonderen Bruttaschen des mütterlichen Organismus (vgl. Della Valle und Maurice).

Ein hierher gehöriges interessantes Beispiel schildert MacMurrich von gewissen Gasteropoden. Die Eikapseln von *Fulgur carica* enthalten je 12—14 Eier, welche sämmtlich zur Entwicklung gelangen. Bei *Purpura floridiana* furchen sich zwar alle Eier, aber nur ein Theil von ihnen entwickelt sich weiter, während die übrigen nach Erreichung des 5.—6. Furchungsstadiums zerfallen und den ersteren

als Nahrungsmaterial dienen. Bei *Fasciolaria tulipa* var. *distans* enthält jede Kapsel 200 Eier, von welchen sich nur 4—6 entwickeln. Die übrigen furchen sich nicht, sondern auch keine Richtungskörper mehr ab. Sie werden als Ganzes von den Embryonen verschluckt. MacMurrich deutet selbst diese Erscheinung dahin, dass es für die Embryonen ein Vortheil ist, wenn sie längere Zeit als gewöhnlich in der Eikapsel verweilen können. Damit sie indessen ein solches längeres Verweilen aushalten, geht ein Theil der Eier zu Grunde, indem er den Überlebenden als Nahrungsmaterial dient.

Es sind also bei den Ascidien Verhältnisse vorhanden, wie sie auch bei anderen Thieren eine Verminderung der Zahl der erzeugten Eier nach sich ziehen. Unserer Annahme steht demnach nichts im Wege und wir können sie als begründet halten: die »Testazellen« der Ascidien sind abortive Eier. Die Thatsache, dass sie keine follikuläre Hülle mehr erhalten, wie es die functionirenden Eier der Appendicularien thun, sondern zwischen dieser Hülle und dem Ooblasten liegen bleiben, kann als ein weiterer Schritt zu ihrer Rückbildung betrachtet werden. Ihre späteren, bereits mehrfach erwähnten Schicksale bieten eine weitere Stütze für unsere Annahme.

Das aber, was bei den Ascidien bisher als Ei bezeichnet wurde, ist kein solches im gewöhnlichen Sinne. Es ist vielmehr ein Ooblast, der erst Eier erzeugt.

Wenn Alles, was wir bisher angeführt haben, unsere Annahme hinlänglich begründet, so können wir dieselbe noch einem Experimentum crucis unterwerfen.

Wenn der Ooblast der Ascidien einem Ooblast von *Fritillaria* homolog ist, wenn die »Testazellen« und das functionirende Ei der Ascidien homolog sind den Eiern der *Fritillaria*, so muss man theoretisch voraussetzen, dass die Appendicularieneier keine »Testazellen« haben können. Sie können keine abortiven Eier im Sinne der Ascidien entwickeln, weil sie selbst nicht mehr Ooblasten, sondern wahre Eier sind. Ich finde in der Litteratur nur eine Angabe darüber und zwar in der erwähnten Arbeit von Lee. Beim Vergleich des Appendicularieneies mit dem Ei der Ascidien (also dem Ooblast) ist es diesem Forscher aufgefallen, dass der bei den Ascidieneiern bekannte Knospungsprocess am Appendicularieneie fehlt. Er versucht diesen Widerspruch dadurch zu beseitigen, dass er die Elimination der Knospen des Appendicularieneies während der Entwicklung des Ovariums annimmt. Es ist freilich eine Annahme, für welche er selbst keine thatsächliche Stütze zu bringen weiß (pag. 662).

Ich selbst habe oft reife Ovarien von *Fritillaria* frisch beobachtet, habe sie conservirt, gefärbt und geschnitten und niemals sah ich eine Andeutung irgend welcher Knospenbildung seitens des Keimbläschens. Ich kann mich hinsichtlich dieses Gegenstandes nicht nur aus theoretischen Gründen, sondern auch erfahrungsgemäß bestimmt dahin aussprechen, dass bei den Appendicularieneiern die »Testazellen« in der That nicht zur Entwicklung kommen.

Ich habe bis jetzt den Namen »Testazellen« absichtlich nicht vermieden, obwohl ich von Anfang an eben so gut wie auch andere Forscher einsah, mit wie wenig Recht er ihnen zugeschrieben wird. Indessen konnte diese Bezeichnung durch eine passendere doch nur dann ersetzt werden, wenn die morphologische Bedeutung dieser Zellen klar gelegt ist. Ich werde sie von jetzt ab im weiteren Verlaufe meiner Arbeit als Abortiveier bezeichnen. Vielleicht findet sich später noch ein anderer besserer Name für sie. — Es kann indessen nicht unerwähnt bleiben, dass die Bezeichnung »Abortiveier« nach der Ansicht einiger Autoren auch auf andere Gebilde eine passende Anwendung finden könnte, nämlich auf die sogenannten Richtungskörper. Wir müssen desshalb die morphologischen Verhältnisse, welche zwischen diesen Körpern und den Abortiveiern der Ascidien etwa bestehen, etwas näher ins Auge fassen.

5. Das Verhältnis der Abortiveier zu den Richtungskörpern.

Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass Semper schon vor Jahren die Ansicht ausgesprochen hat, dass die »Testazellen« der Ascidien den Richtungskörpern zu vergleichen seien. Fol hat auf die Unmöglichkeit dieses Vergleiches hingewiesen und ich schloss mich seiner Meinung an.

Die Auffassungen der Richtungskörper, welche bisher die herrschenden waren, ließen auch keine näheren Vergleichungspunkte beider Gebilde zu. Nach der Ansicht von Balfour, Minot, van Beneden und Anderen lag die Bedeutung der Richtungskörper darin, dass sie die männlichen Bestandtheile des hermaphroditischen Keimbläschens entfernen. Nach Weismann dienen sie zur Elimination des im Laufe der Entwicklung sich specialisirenden Theiles des Keimplasmas, des nach Weismann sogenannten ovogenen Keimplasmas. Nun trat aber Bütschli mit einer neuen Deutung der

Richtungskörper auf, welche nicht nur den Vergleich mit den Abortiveiern der Ascidien ermöglicht, sondern geradezu herausfordert. Bütschli ging von der Betrachtung gewisser coloniebildenden Protozoen aus. Bei *Pandorina* und *Eudorina* entwickeln sich sämmtliche Zellen der Colonie zu Geschlechtszellen, während bei *Volvox* »nur gewisse Zellen der Colonien schon sehr frühzeitig durch besonderes Wachsthum und andere Eigenthümlichkeiten sich zu Geschlechtszellen differenziren« (pag. 6). »Wenn nämlich,« fährt Bütschli weiter fort, »wie sich gleichfalls auf Grund der Verhältnisse bei *Volvox* wohl annehmen lässt, in jenen aus weiblichen Gameten zusammengesetzten Colonien eine Differenzirung der Zellindividuen eintrat, so dass nur wenige und schließlich nur eines zu Eizellen sich entwickelt hätten, während die übrigen Individuen kleine Nährzellen geblieben seien, so führt uns diese Vorstellung direkt auf die Vermuthung, dass eben in der scheinbar zusammenhangslosen Bildung der Richtungskörperchen noch ein Anklang an die ehemaligen weiblichen Gametencolonien der Metazoen und ihrer protozoischen Vorläufer zu suchen sei« (pag. 8). Bütschli deutet also den Abschnürungsprocess der Polkörper vom Ei als eine Theilung des letzteren, wobei ursprünglich beide Theilstücke gleich groß und gleichwerthig waren. Durch eine besondere Bevorzugung eines derselben wurde zunächst die Theilung ungleich, wodurch das eine kleinere Ei seine Entwicklungsfähigkeit einbüßte und zu einer Nährzelle wurde. Schließlich gestaltete sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dieses Verhältnis so, wie wir es jetzt bei den Metazoen aus zahlreichen Beispielen kennen: die abortiven Eier sind nunmehr kleine Knospen, welche in Gestalt von Richtungskörpern vom Ei abgeschnürt werden.

Diese Theorie stützte Bütschli auch weiterhin durch einen Vergleich der Oogenese mit der Spermatogenese.

Boveri (1) hat neuerdings die Anschauung Bütschli's vertreten und erweitert. Durch den gegen van Beneden geführten Nachweis, dass bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* die Bildung der Polkörper eine typische karyokinetische Kerntheilung ist, lieferte Boveri (2) eine weitere Stütze für dieselbe.

Ich kann den Ansichten Bütschli's und Boveri's um so mehr beistimmen, als ich gerade im Verhalten des *Distaplia*-Eies einen ferneren Beweis für die Richtigkeit derselben sehe.

»Da die Bildung eines jeden Richtungskörpers eine Zelltheilung ist,« sagt Boveri (1 pag. 103), »so müssen wir in dem Entwick-

lungsgang, den man als Eireifung bezeichnet, drei Generationen unterscheiden.« Das unreife Ei bezeichnet Boveri als die Großmutterzelle des Eies. Aus der letzteren gehen 1) die Mutterzelle des Eies und 2) das erste Richtungskörperchen hervor. Aus der Mutterzelle entsteht dann a) das Ei und b) der zweite Richtungskörper. Aus dem ersten Richtungskörper können auch unter Umständen noch zwei Tochterzellen hervorgehen. »Bezeichnet man die reife befruchtungsfähige Zelle als ‚Ei',« fährt Boveri weiter fort, »so darf dieser Name auf die beiden vorhergehenden Generationen nicht angewendet werden, da sie sich physiologisch vom Ei unterscheiden; diese Zellen als ‚Ei' zu bezeichnen, ist eben so incorrect, als wenn man die Spermamutterzellen Spermatozoen nennen wollte. Es folgt aus dieser Unterscheidung zugleich, dass es in allen Fällen, in denen Richtungskörper gebildet werden, ein unreifes Ei gar nicht giebt: das Ei ist, sobald es wirklich existirt, auch reif und befruchtungsfähig« (pag. 103).

Wenn ich nun annehme, dass das *Distaplia*-Ei nur einen einzigen großen Richtungskörper abschnürt, wozu ich Grund zu haben glaube, so wäre eine Großmutterzelle des *Distaplia*-Eies nach Boveri folgerecht mit einem Ooblasten der Ascidien und Appendicularien zu vergleichen. Es würde sich dann nur der Unterschied ergeben, dass in unserem Falle eine solche Großmutterzelle eine große Anzahl von Eimutterzellen erzeugt, von welchen letzteren bei den Ascidien nur eine einzige durch ihre Theilung ein wahres Ei und einen wahren Richtungskörper hervorgehen lässt. Aber nicht nur die Mutterzelle des wahren Eies hat die Fähigkeit erhalten, sich abermals zu theilen, sondern auch die Eimutterzellen der abortiven Eier. Diese Theilung verläuft hier frühzeitig, noch ehe die Nucleogemmen zu Keimbläschen geworden sind. Wenn man indessen bedenkt, dass solche zeitlichen Verschiebungen bei rudimentären Processen überaus häufig sind, und die Verhältnisse bei den Appendicularien im Auge behält, so verliert diese Erscheinung ihre Besonderheit. Nach ihrer mitotischen Theilung umgeben sich die Nucleogemmen an der Peripherie des Ooblasten mit Protoplasma, werden zu Keimbläschen und verlassen den Ooblast als Zellen, welche wir als Eier im Boveri-schen Sinne zu betrachten haben. Die mitotische Theilung der Nucleogemmen aber wird homolog derjenigen sein, durch welche die Eimutterzelle des wahren Eies der Ascidien und Appendicularien in Ei und Richtungskörper zerfällt. Hierbei ist wohl zu beachten, dass die abortiven Eier der *Distaplia* beim Abschlusse ihrer Entwicklung alle in ihrer Größe vollkommen übereinstimmen.

Wenn ich vorhin bemerkt habe, dass ich in meinen Beobachtungen und Schlussfolgerungen eine Stütze für die Bütschli'sche Annahme bringen würde, so sehe ich dieselbe darin, dass die Mutterzellen der abortiven Eier der Ascidien sich mitotisch in zwei gleiche Theile theilen. Jener Ausleseprocess, welcher bei der Erzeugung des functionirenden Eies seitens der Eimutterzelle sonst zu Gunsten des Eies, zum Nachtheile des Richtungskörpers ausfällt, hätte bei der Entstehung der Abortiveier keine Bedeutung: die Eimutterzellen dieser halbiren sich desshalb.

Zum Schlusse seines Aufsatzes sagt Bütschli, dass er »zur Zeit noch außer Stand« sei, die Angaben von Fol, Sabatier, Roule und Balbiani, »welche im Wesentlichen auf eine vor der Entstehung der Richtungskörper stattfindende Bildung kleiner Zellen, der Follikelzellen nämlich, hinausläuft« mit seiner Theorie »in Einklang zu bringen«. Bei den großen Widersprüchen aller der von Bütschli angeführten Mittheilungen unter sich ist dies nur zu sehr verständlich. Nach den hier mitgetheilten Beobachtungen scheinen keine Hindernisse mehr zu bestehen und Bütschli's Hypothese, auf alle diese Dinge angewendet, behält nicht nur ihre volle Geltung, sondern findet darin zugleich auch eine Bestätigung.

6. Ähnliche Vorgänge bei anderen Thiergruppen.

Sehen wir uns nach analogen Processen im Thierreiche um, so fallen uns, abgesehen von den schon besprochenen Untersuchungen Bütschli's an Protozoen, zu allererst gewisse Vorgänge bei den Tracheaten auf, welche, wie mir scheint, eine frappante Ähnlichkeit mit der Entstehungsweise der Abortiveier der Ascidien und der Eier der Appendicularien haben.

Zunächst muss der Untersuchungen Balbiani's gedacht werden, der einen Knospungsprocess am Keimbläschen des Myriopodeneies beobachtet hat. Aus diesen Knospen gehen nach ihm die Follikelzellen hervor.

Aus den Untersuchungen Will's erfahren wir, dass der Eikern von *Colymbetes* unter reger Zunahme seines Chromatins allmählich Knospen abzuschnüren beginnt und damit schließlich eine größere Anzahl von Tochterkernen erzeugt. Die letzteren können entweder von einer körnigen oder homogenen Beschaffenheit sein, welche Unterschiede jedoch »weder eine besondere Entwicklung bedingen, noch eine besondere morphologische Bedeutung besitzen« (pag. 335). Wichtiger für uns sind die Unterschiede in der Größe dieser Knospen,

welche, wie wir sahen, auch bei *Distaplia* vorhanden sind. »Unter den innerhalb des jungen Primordialeies neu gebildeten Kernen,« sagt Will, »unterscheiden wir nämlich größere und kleinere, von denen die ersteren vorzugsweise im Anfange der kernbildenden Thätigkeit des Eikernes entstehen .... Durchgreifend ist jedoch dieser Unterschied nicht, denn man kann die Bildung kleiner Kerne vielfach schon zu einer Zeit beobachten, wo noch gar keine oder doch erst sehr wenige große Kerne gebildet sind« (pag. 336). Die größeren Tochterkerne rücken nach Will allmählich zur Peripherie des Eies und werden hier zu den Kernen der sogenannten Einährzellen, während die kleineren sich in die Kerne der eigentlichen Epithelzellen verwandeln, aus welchen das Follikelepithel sich aufbaut. Die Einährzellen verrichten nach Will keine bestimmte Function: sie wachsen zu einer bedeutenden Größe heran, um später einfach zu atrophiren.

Blochmann beschreibt einen ähnlichen Vorgang bei den Eiern der Ameisen und Wespen. Er nennt diese Knospen der Keimbläschen »Nebenkerne«, lässt sie ebenfalls nach der Peripherie wandern, glaubt aber, dass sie nach einer vorausgehenden Vermehrung durch Theilung einfach verschwinden.

Hier reihen sich auch die Angaben Stuhlmann's an, der bei zahlreichen Hexapoden das Keimbläschen ein bis zwei große oder mehrere kleinere Stücke (»Reifungsballen«) nach dem Follikelepithel zu abgeben sah, welche sich späterhin einfach auflösten. Der Zeitpunkt dieses Processes unterliegt größeren Schwankungen, ist aber immer ein sehr früher, da das Ei noch nicht die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht hat.

Korschelt endlich glaubt die Einährzellen von *Dytiscus* eben so wie die Eier selbst direct aus den Keimzellen der Endkammer des Ovariums herleiten zu müssen und schließt sich hierin der älteren Auffassung an. Würde Korschelt die Nährzellen von *Dytiscus* auf eine ähnliche Weise wie Will diejenigen von *Colymbetes* entstehen lassen, so könnte man sie ohne Weiteres mit den abortiven Eiern der Ascidien vergleichen.

Will fasst seine Nährzellen etwas anders auf. »Die Riesen- und eben so die kleinen Epithelzellen« (Nähr- und Follikelzellen), sagt Will, »sind, wie ich noch ausführlicher darlegen werde, ihrer ganzen Entstehung nach höchst wahrscheinlich als Homologa derjenigen Gebilde aufzufassen, welche im männlichen Geschlechte in ganz ähnlicher Weise dem männlichen Urei entstammen, hier aber

nicht atrophiren, sondern zur Bildung der männlichen Geschlechtsstoffe hinführen. Ihr Bestehen im weiblichen Geschlechte neben dem sich entwickelnden Follikelei ist aber desshalb von so hoher Bedeutung, weil es auf einen ehemaligen zwitterigen Zustand des Primordialeies hinweist« (pag. 366). Ich denke, dass es mir erlaubt ist, trotzdem meine Objecte weit von denen Will's stehen, seiner letzteren Ansicht nicht beizustimmen. Die Entwicklung beider Geschlechtsstoffe hat namentlich bei niederen Formen große Ähnlichkeiten. Es ist daher nicht nöthig anzunehmen, dass im Falle Will's das Urei männliche abortive Keimzellen erzeuge — man könnte hier wohl einfach an abortive weibliche Keimzellen denken.

Ich will mein Urtheil über Will's Deductionen nicht weiter erstrecken und bitte das hier Ausgesprochene eher als eine Muthmaßung, denn als eine Kritik aufzufassen. Es war mir hauptsächlich darum zu thun, zu zeigen, dass der bei den Ascidien und Appendicularien vorhandene Knospungsprocess des Karyoblasten eine weiter verbreitete Erscheinung ist; dass dieser Process hier wie dort zur Bildung von rudimentären Zellen hinführt, welche in beiden Fällen zum Aufbau des Embryo nicht verwendet werden, sondern demselben mehr oder weniger als Nahrungsmaterial dienen. Bei unseren Thieren haben sie den morphologischen Werth von Eiern.

Wir können unsere Betrachtungen indessen noch weiter ausdehnen, indem wir uns vorstellen, dass die Reduction der abortiven Eier noch weiter vor sich geht, als es bei den Ascidien der Fall ist. Wir können dann annehmen, dass die Abortiveier aus dem Ooblasten nicht mehr ausgeschieden werden, sondern sich an der Peripherie desselben einfach auflösen und als Nahrungsmaterial verbraucht werden. Eine noch weiter gehende Reduction würden sie dann erfahren, wenn die Nucleogemmen sich nicht mehr zu Zellen individualisirten, also keine abortiven Eier mehr im wahren Sinne des Wortes entstehen würden. Es kann aber der Knospungsprocess selbst dennoch erhalten bleiben, wobei die abgeschnürten Knospen schon in der Umgebung des Karyoblasten sich entweder auflösen oder irgend eine andere Umbildung erfahren. Es werden im letzteren Falle wie auch in anderen auf rudimentäre Processe hindeutenden Erscheinungen vielfache Abweichungen und Abirrungen vom ursprünglichen typischen Verhalten stattfinden; aber man soll sich durch dieselben nicht beeinflussen lassen, wenn es sich um die morphologische Bedeutung eines Gebildes handelt.

Ich kann aus der neueren Litteratur einige Beispiele anführen,

welche zeigen, dass man auch bei den Wirbelthieren Knospenbildungen am Keimbläschen beobachtet hat. Diese auf eine mehr oder weniger tiefgreifende Reduction der Abortiveier hindeutenden Fälle bezeugen, dass der Modus der Entstehung der Keimzellen der Appendicularien auch bei den Wirbelthieren verbreitet war. Ich muss aber zuerst noch wiederholen, dass nach unserer Anschauung das Ei vor der Abschnürung oder der Auflösung der Nucleogemmen noch kein Ei ist, sondern eine Vorstufe desselben — ein Ooblast.

Nussbaum beschreibt eine »maulbeerförmige Kerntheilung« bei jungen Eiern der Batrachier (Larven von *Rana fusca* und *esculenta*. *Pelobates fuscus* und *Alytes obstetricans*). »Die einzelnen Theilstücke sind klein und bleiben es auch zum größten Theil. Nur ein einziger Kern vergrößert sich und wird danach zu einer Vorstufe der männlichen oder weiblichen Zeugungskeime; die übrigen Kerne treten an die Peripherie und erzeugen auf diese Weise eine epitheliale Hülle der Keimzelle, welche beim Ei schon lange den Namen Follikelepithel führt; bei der Ursamenzelle, der »Spermatogonie«, dagegen von v. La Valette St. George »Follikelhaut« genannt worden ist. Das Protoplasma der Zelle folgt nicht sogleich dem sich gleichsam überstürzenden Theilungsvorgang des Kernes; es theilt sich erst später, wie dies ja auch bei der gewöhnlichen Zweitheilung von Zellen zu geschehen pflegt. Nur ist bei der maulbeerförmigen Kerntheilung der Vorgang kein so augenfälliger, da bei dem vollständigen Auseinanderweichen der Kerntheilstücke jeder neue Kern nur mit einem winzigen Protoplasmamantel bedacht wird« (pag. 8). An den Eiern der Knochenfische glaubt Nussbaum denselben Process annehmen zu dürfen.

Aus einer neueren Untersuchung scheint aber hervorzugehen, dass der Knospungsprocess am Keimbläschen des Knochenfischeies zu keinen Zellen mehr führt. Scharff, der diesen Process bei zahlreichen Knochenfischeiern beobachtet hat, theilt mit, dass die vom Keimbläschen sich abschnürenden Chromatinkörper in der Umgebung des letzteren ihrem Zerfall entgegengehen, wobei sie die verschiedensten, unregelmäßigsten Formen annehmen.

Zahlreiche andere Angaben beweisen, dass Chromatinbestandtheile häufig im Dotter gesehen worden sind, ihre Entstehung wurde aber nicht sichergestellt. In den meisten Fällen deuten die beobachteten Erscheinungen darauf hin, dass kernartige Gebilde im Eidotter einer Auflösung entgegenschreiten. In diesem Sinne hat sich auch Bonnet geäußert, wenn er die Bilder von verwaschenen Kernen im

Protoplasma des Schafeies von Auflösungsprocessen herrühren lässt, welche zu einer Assimilation dieser Kerne vom Ei hinführen.

Wir stehen hier vor einem Felde, das noch sehr wenig bearbeitet worden ist. Dies mag wohl daher kommen, dass die meisten neueren Arbeiten über Eireifung sich hauptsächlich mit der Befruchtung und den um dieselbe sich gruppirenden Erscheinungen beschäftigen. Alle hier geschilderten Processe hingegen gehen in frühen Stadien der Oogenese vor sich und sind in Folge dessen auch nur wenig beachtet worden.

7. Das weitere Verhalten des Karyoblasten.

Im Anfange meiner Arbeit habe ich mich der Terminologie meiner Vorgänger angeschlossen und die Ooblasten der Ascidien als Eier bezeichnet, ihre Kerne als Keimbläschen. Es war dies unumgänglich nöthig, um überhaupt verstanden werden zu können. Von jetzt ab will ich die Dinge mit ihrem wahren Namen nennen: Ich bezeichne die von anderen Autoren als Ei aufgefasste Zelle der Ascidien als Ooblast, den Kern als Karyoblast.

Es handelt sich weiterhin darum, ob man den Ooblast nach der Abgabe der Abortiveier als Ei-Mutterzelle resp. Ei-Großmutterzelle (je nach der Zahl der Richtungskörper), oder als Ei im Boveri'schen Sinne bezeichnet. Wenn wir die ersteren Ausdrücke gebrauchten, so würden wir späterhin in große Verlegenheiten gerathen. Man erinnere sich nur daran, dass der Kern der Ei-Mutterzelle oder -Großmutterzelle noch kein Keimbläschen im wahren Sinne des Wortes ist. Er ist vielmehr nach Boveri der Mutter- oder Großmutterkern desselben. Keimbläschen könnte er nur dann genannt werden, wenn die Richtungskörper bereits abgeschnürt sind. Nun heißt aber das Keimbläschen in diesem Stadium nach der Nomenclatur O. Hertwig's Eikern, nach van Beneden Pronucléus femelle oder weiblicher Vorkern. Nach Boveri müssten wir consequenterweise den weiblichen Vorkern als Keimbläschen bezeichnen. Das wollen wir nun doch nicht thun, sondern wollen Boveri's Ei-Großmutterzelle als Ei bezeichnen und dasselbe auch in diesem Sinne auffassen. — Wir können dieses mit demselben Rechte thun, wie wir z. B. die Mutterzelle zweier Epithelzellen als Epithelzelle, wie wir das Mutterthier zweier Stentoren als *Stentor* bezeichnen.

Man muss im Auge behalten, dass das Ei (Ei-Großmutterzelle) bei seiner Theilung in zwei Theilstücke von gleichem morphologischen Werthe wie das Ei selbst zerfällt — kurz, wir können das Ei in

unserem Sinne mit einem Spermatozoon vergleichen, wobei das Ei noch theilungsfähig geblieben ist, das Spermatozoon hingegen nicht.

Nach dem Austritt sämmtlicher Abortiveier muss der jedem einzelnen Abortivei gleichwerthige Rest des Ooblasten als Ei im gewöhnlichen Sinne, als Homologon des Eies der Appendicularien, aufgefasst werden; denn seine nächste Theilung, eine mitotische, führt zur Bildung eines Richtungskörpers.

Hierbei möchte ich nur noch darauf aufmerksam machen, dass die hier geschilderten Processe mit der Hypothese Roux's, nach welcher die indirecte Kerntheilung den Zweck hat, das vorhandene Material in zwei genau gleiche Theile zu spalten, auffallend übereinzustimmen scheinen. Wenn man die Gleichheit der Theile als morphologische Gleichwerthigkeit auffasst, so bietet unser Fall einen Beleg für Roux's Ansicht. Denn die Eier der Appendicularien und die Abortiveier der Ascidien sind dem sie erzeugenden Ooblasten jedenfalls nicht gleichwerthig, während die Theilstücke bei der Bildung des Richtungskörpers (mitotische Kerntheilung) unter sich gleichwerthig sind.

In diesem Sinne hat sich auch Lee ausgesprochen, wenn er sagt: »On comprend en effet, que le bourgeonnement est un processus qui peut facilement revêtir le caractère d'un vrai processus d'élimination: il peu facilement faire d'une cellule à substance hétérogène, deux cellules de nature très diverse. Il n'en est pas ainsi avec la division indirecte, qui semble avoir pour but de sauvegarder autant que possible l'hérédité cellulaire: d'une cellule à substance hétérogène elle fait, par d'admirables processus de fusion, de mélange, de répartition minutieusement égale, elle fait, dis-je, deux cellules de composition aussi identique que possible à celle de la cellule-mère« (pag. 662—663).

In Fig. 1 besteht, wie wir sehen, der Karyoblast aus einem sich nicht färbenden Reticulum, aus einem großen chromatischen Körper, Nucleolus, aus einer achromatischen Membran und dem Nucleoplasma. Mit dem weiteren Wachsthum des Ooblasten halten die genannten Theile des Karyoblasten gleichen Schritt. Die Ablösung der Knospen scheint also von keinem wesentlichen Einfluss auf diese Wachsthumsprocesse zu sein.

Der Nucleolus, der in Fig. 1 noch einige gesonderte Körperchen in seinem Inneren erkennen ließ, wird sehr bald vollständig homogen. Er präsentirt sich dann (Fig. 4 und 5) als ein ovaler oder runder stark lichtbrechender Körper, dessen Lage innerhalb des

Karyoblasten meistens excentrisch ist (Fig. 1, 4, 5, 7, 8). Ich habe bereits bemerkt, dass der Nucleolus keinen Antheil an der Bildung der Nucleogemmen nimmt. Er verhält sich vollkommen passiv, erreicht eine bedeutende Größe (Fig. 8) und beginnt erst dann sich weiter umzubilden, wenn die dem *Distaplia*-Ei eigenthümliche Dotterbildung vollendet ist.

Das Reticulum scheint nicht nur dadurch am allgemeinen Wachsthume des Karyoblasten Theil zu nehmen, dass es sich nach allen Richtungen ausdehnt, sondern es wird, wie mir scheint, dichter und zeigt an den Knotenpunkten oft gesonderte kleine Körperchen, welche indessen auch jetzt keine stärkere Affinität zu den Farbstoffen äußern wollen (Fig. 7, 8).

An einem Ooblasten unmittelbar vor der Dotterbildung, also noch vor dem Austritt der Abortiveier, beträgt der Karyoblast ungefähr $^1/_3$ des Ooblasten-Durchmessers, während sein Nucleolus $^1/_4$ des Durchmessers des Karyoblasten hat (Fig. 8).

Das Protoplasma des Ooblasten ist wie früher fein und gleichmäßig granulirt, ist aber viel heller geworden, zeigt in der Umgebung des Karyoblasten nur selten Knospen und hat die Fähigkeit, sich zu färben, welche es in früheren Stadien besaß, nahezu ganz verloren.

Noch vor der Ausstoßung der Abortiveier zerfällt dasselbe in toto in Dotterkörper, ein Vorgang, der sehr rasch geschehen muss, denn ich habe niemals Zwischenstadien angetroffen. Aus diesem Grunde bin ich auch nicht in der Lage, irgend welche nähere Mittheilungen darüber zu machen. Betrachtet man einen Ooblast, der nur wenig größer ist, als in Fig. 8, so erscheint sein ganzes Protoplasma in Dotterkörper von annähernd gleicher Größe zerfallen (vgl. Fig. 15, 16, 18). Sie umgeben dann sowohl den Karyoblast, als auch die noch nicht ausgetretenen Abortiveier in einer dichten Anordnung und gleichen in Habitus und Configuration fast in allen Punkten den wohlbekannten »Dotterplättchen« der Amphibien und Petromyzonten.

Ich habe nirgends eine Stelle im Ooblasten entdecken können, wo die Dotterkörper sich etwa zuerst bildeten, und muss wenigstens vorläufig annehmen, dass sie zu gleicher Zeit im ganzen Protoplasma entstehen. Noch viel weniger konnte ich eine bestimmte Anordnung der Dotterkörper in Bezug auf die Eiachsen bemerken. Sie liegen alle regellos da, dicht bei einander.

Selbst mit den stärkeren Vergrößerungen konnte man in diesem

Entwicklungsstadium des Ooblasten keine Zwischensubstanz entdecken, und ich muss daher annehmen, dass auch nicht die geringste Spur des Protoplasmas des Ooblasten als solches bestehen bleibt. Das ganze Material wandelt sich in Dotter um.

Die Gestalt der Dotterkörper ist in Folge davon auch keine kugelförmige, sie platten sich gegenseitig etwas ab und erscheinen sogar nicht selten eckig (Fig. 15, 16, 18). An Schnittpräparaten unterliegt ihre Größe bedeutenden Schwankungen, ein Verhältnis, welches vielleicht, wenigstens zum Theil, auf die Schnittmethode selbst zurückzuführen ist. Durchschnittlich kleiner als die übrigen Dotterkörper sind immer diejenigen, welche sich in der unmittelbaren Umgebung des Karyoblasten befinden (Fig. 18).

Wir haben gesehen (Fig. 11—13), dass die Nucleogemmen sich mit einer besonderen Protoplasmahülle umgeben, noch ehe die Dotterbildung begonnen hat, und daher wird die Thatsache verständlich, dass das Protoplasma der Abortiveier bei der Dotterbildung nicht in Mitleidenschaft gezogen wird. Nach Vollendung dieses Processes beginnen die Abortiveier aus dem Ooblasten herauszutreten (Fig. 16).

Der Karyoblast verhält sich während dieser ganzen Zeit passiv. Nach Beendung seiner Knospenbildung scheint er in einen Ruhezustand zu treten, aus welchem er erst während des Austrittes der Abortiveier wieder erwacht.

Von nun an können wir ihn als Keimbläschen bezeichnen, den Ooblast als Ei.

Die erste Erscheinung, welche die Umbildungsprocesse des Keimbläschens einleitet, besteht in dem Schwinden seiner Membran und in einem Undeutlichwerden seines Reticulums. Der gleichmäßige, scharfe Contour ist nicht mehr zu sehen, und daher ist auch eine scharfe Abgrenzung des Keimbläschens vom Dotter nicht mehr möglich (vgl. Fig. 18 u. ff.). In etwas älteren Stadien erhalten sich nur noch Spuren des ursprünglichen Kernnetzes, welche dann ab und zu als gebrochene, varicöse Linien noch wahrgenommen werden können (Fig. 19, 21). Aber dieser Auflösungsprocess geht noch weiter. Es verschwindet bald jede Andeutung eines Netzes und das ganze Nucleoplasma wird fein und regelmäßig granulirt (Fig. 23, 24).

Durch diese Metamorphose geht aus dem Karyoplasma, dem Reticulum und der Membran des Keimbläschens eine neue Substanz hervor. Sie besitzt Eigenschaften, welche wir nur am Protoplasma zu beobachten gewohnt sind. Im Hinblick auf das spätere Verhalten dieser Substanz, auf

die in weiteren Processen ihr zukommende Rolle, nenne ich sie actives Plasma oder Ergoplasma.

Es ist begreiflich, dass das Ergoplasma nach seiner Entstehung die ursprüngliche ovale Form (Fig. 18) nicht behält. Es tritt in nähere Beziehungen zum umgebenden Dotter und scheint einige Dotterkörper direct in sich aufzunehmen, während es die anderen benachbarten gleichsam umfließt (Fig. 19). Es treibt zwischen die Dotterkörper Fortsätze hinein, welche, indem sie sich weiter verästeln, auch immer tiefer in den Dotter eindringen. Schließlich gewährt das Ergoplasma ein Bild eines vielfach verästelten dotterhaltigen Körpers (Fig. 21—26).

Das Treiben der Fortsätze seitens des Ergoplasmas ist als ein activer Vorgang zu beurtheilen, wobei zunächst keine Vermehrung seiner Substanz stattfindet. In Folge davon rückt der Dotter in dem Maße, wie das Ergoplasma sich in ihm ausbreitet, immer näher zum Nucleolus heran, der in späteren Stadien sich nur von einer sehr geringen Menge von Ergoplasma umgeben findet.

Hand in Hand mit diesen Vorgängen geht auch eine Metamorphose des Nucleolus vor sich. Sie macht sich zunächst dadurch bemerkbar, dass der ganze Nucleolus etwas schrumpft (Fig. 18). Seine ursprüngliche glatte Oberfläche zeigt jetzt eigenthümliche kurze zackige Fortsätze, welche manchmal regelmäßig an der ganzen Peripherie entwickelt sind (Fig. 20).

Ich habe lange Zeit geglaubt, dass ich es hier mit Kunstproducten zu thun hätte, bis ich mich habe überzeugen können, dass die eigenthümlichen Bilder der Fig. 20 u. ff. Übergangsstadien sind, welche zu noch weiteren Schrumpfungen des Nucleolus führen: er erscheint oft verlängert (Fig. 21), treibt hier und dort gröbere und feinere Fortsätze, welche wiederum mit secundären Zacken besetzt sind. Seine Peripherie sieht dann aus wie die Landkarte einer küstenreichen Gegend, mit vielen Buchten und Landzungen. Vermöge dieser Formveränderungen ist es nicht möglich, zu entscheiden, ob der Nucleolus in Folge des Schrumpfungsprocesses auch wirklich an Volumen abnimmt, oder ob diese Bildungen in gleicher Weise wie die Fortsätze des Ergoplasmas auf activem Wege gebildet werden. An Schnitten, je nach ihrer Richtung und je nach der Form des Nucleolus, erscheint derselbe größer oder kleiner; denn wenn man z. B. einen länglich gewordenen Nucleolus quer treffen würde, so könnte er durch seine Kleinheit überraschen, wenn man

aus den übrigen Schnitten der Serie sich nicht ungefähr eine Vorstellung von seiner absoluten Größe machen könnte.

Ich glaube annehmen zu müssen, namentlich wenn ich mich auf die späteren Umbildungsstadien des Nucleolus stütze, dass derselbe schon in diesem Stadium thatsächlich schrumpft, und dass alle Zacken und Fortsätze seines Contours lediglich Schrumpfungserscheinungen sind. Vielleicht, ja sogar wahrscheinlich, werden sie dadurch hervorgerufen, dass der Nucleolus Flüssigkeit ausscheidet.

Was seinen Inhalt betrifft, so lassen sich in demselben auch jetzt noch keine histologischen Differenzirungen erkennen, obwohl er im Ganzen etwas heller geworden ist (Fig. 20, 21). Die Tinctionsmittel, welche er immer noch begierig anzieht, färben seine Peripherie und ihre Zacken intensiver als die centrale Partie.

Erst später, an etwas größeren Eiern, treten in der helleren Zone Formelemente auf, welche Anfangs in weiten Abständen als winzige Chromatinkörperchen erscheinen. Ihre Anzahl vermehrt sich rasch, denn an einem nur wenig größeren Ei (Fig. 22) ist der ganze Inhalt des Nucleolus wie fein punktirt. Diese Körperchen, welche ich bereits als Chromatosomen bezeichnen darf, heben sich deutlich vom helleren Grunde ab, lassen aber bislang noch keine bestimmten Gruppirungen wahrnehmen. Aber bald darauf sammeln sie sich an einer Stelle in einer dichteren Anordnung an (Fig. 23), und es entsteht aus ihnen mitten im Nucleolus ein compacter chromatischer Körper, dessen Contouren ihn Anfangs nicht scharf von seiner Umgebung scheiden. Auf den folgenden Stadien sieht man um diesen Körper eine derbe chromatische Membran und in seiner Mitte ist bereits ein größeres chromatisches Korn entwickelt (Fig. 26).

Die nicht in die Bildung dieses Chromatinkörpers eingegangenen Chromatosomen fangen zunächst in seiner Nähe an, sich netzartig anzuordnen, welche Gruppirung rasch um sich zu greifen scheint. Wir treffen dann den ganzen Nucleolus von einem dichten chromatischen Netze eingenommen (Fig. 27).

Wenn wir vorläufig von den weiteren Umgestaltungen des Nucleolus absehen und uns die Frage vorlegen, welcher Art seine bisherigen Umbildungen waren und zu was sie führten, so können wir unsere Antwort darauf so zusammenfassen, dass aus dem Nucleolus ein Kern mit Kernnetz, mit einem Nucleolus und Nucleolinus hervorgegangen ist.

Wir können diesen Kern weder als Keimbläschen, noch als

Nucleolus bezeichnen. Es ist eben ein neues Gebilde, das wir einstweilen mit dem Namen Polkern belegen wollen.

Die bisherige Umbildungsgeschichte des Keimbläschens ergiebt, dass aus demselben zwei verschiedene Elemente hervorgegangen sind: 1) das Ergoplasma, 2) der Polkern.

Van Beneden & Julin beschäftigen sich nicht eingehender mit der Umbildungsgeschichte des Keimbläschens. Ich finde in ihrer Arbeit nur folgende Angabe: »Dans les follicules les plus avancés (Fig. 14 *fm*) l'œuf, prêt à être évacué dans la cavité de l'oviducte, n'occupe plus qu'incomplètement la cavité du follicule. Il a pris une forme sphérique parfaitement régulière; son vitellus présente une structure toute différente de celle de l'œuf en voie de développement; au lieu de la vésicule germinative on trouve près de la surface une figure pseudokaryokinétique« (**2**, pag. 356—357). An einem nahezu reifen Ei zeichnen die beiden Autoren (**2**, Taf. XV Fig. 14 rechts) den Contour des Keimbläschens nicht mehr scharf und rund, sondern lassen denselben in zahlreiche kurze Fortsätze auslaufen. Es ist ohne Frage, dass van Beneden & Julin dasjenige Stadium gesehen haben, an welchem die Membran des Keimbläschens sich eben auflöst, aber die Metamorphose des Nucleolus noch nicht begonnen hat.

In einer älteren Angabe von Stepanoff sind die Verhältnisse etwas näher beschrieben. »Das Wachsthum des Keimbläschens geht parallel mit dem Wachsthume der Eier selbst (*Phallusia* s. *Ciona intestinalis*)« sagt Stepanoff. »Wenn aber der Dotter eine Größe von 0,2268 mm erreicht hat, ist das Keimbläschen nicht mehr so scharf contourirt; es verliert nach und nach seine Solidität und zerfließt endlich in dem umgebenden Protoplasma des Dotters. Im Centrum des Dotters bleibt dann nur eine lichte Stelle sichtbar, die in einem völlig reifen Ei, das eine Größe von 0,27 mm erreicht hat, vollständig schwindet. . . . Der Keimfleck,« fährt unser Autor weiter fort, »behält während der von uns für den Dotter und das Keimbläschen beschriebenen Vorgänge dieselbe Gestalt, die er in den jungen Eiern hatte; in den reifen Eiern erscheint er nur etwas ausgewachsen und bekommt zugleich eine grobkörnige Beschaffenheit, die auf eine retrograde Metamorphose hindeutet« (pag. 112).

Über die Angaben von Maurice & Schulgin kann ich mich nicht bestimmt äußern, denn sie theilen mit, dass die Umbildung des Nucleolus des Keimbläschens erst nach der Befruchtung vor sich geht. Das von den beiden Autoren geschilderte Verhältnis ist dermaßen eigenthümlich, dass es wohl schwerlich ein

Analogon im Thierreiche finden wird. Ich führe trotzdem ihre Angabe hier an, weil sie einige richtige Beobachtungen aus der Metamorphose des Keimbläschens enthält. Ihr Object ist ebenfalls eine zusammengesetzte Ascidie, und zwar *Amarœcium proliferum*. »Les premiers phénomènes que l'on observe après la fécondation sont les suivants,« heißt es, »le nucléolus de l'œuf s'étale, devient diffluent et finit par occuper toute la largeur du nucléus, avec lequel il arrive à se confondre entièrement. Alors le nucléus lui-même acquiert des dimensions plus grandes, ses contours deviennent moins nets, il perd sa forme primitive et prend un aspect rayonné. Il subsiste encore un certain temps dans cet état avant de disparaître entièrement; en effet, alors que l'œuf possède déjà quatre ou six cellules résultant de la ségmentation, on peut encore apercevoir dans la masse du vitellus non segmenté, le noyau primitif de l'œuf, noyau de plus en plus diffluent, mais que l'on peut encore parfaitement distinguer. On voit, d'après ce qui vient d'être dit, que le noyau primitif de l'œuf ne prend aucune part à la segmentation« (pag. 17—18). Ich werde im zweiten Theile meiner Arbeit etwas näher auf diese Angaben eingehen.

Kehren wir nun zu unserem Objecte zurück. Vor Allem müssen wir hervorheben, dass bei der bisher betrachteten Umbildung des Nucleolus in den Polkern derselbe seine centrale Lage im Ei nicht aufgegeben hat. Die weiteren Veränderungen spielen sich aber während seines Wanderns an die Peripherie des Eies ab. Sein zackiger Umriss wird allmählich glatter; es entwickeln sich statt dessen einige wenige längere Fortsätze, wodurch eine ziemlich bedeutende Verkleinerung des eigentlichen Körpers entsteht. Allmählich differenzirt sich eine derbe, ziemlich dicke, chromatische Membran, welche vom Körper des Polkerns sich continuirlich auf die Fortsätze erstreckt (Fig. 27).

Das Ergoplasma hat sich während dessen immer mehr und mehr im Ei ausgebreitet, derart, dass nur noch geringe Spuren desselben in der unmittelbaren Umgebung des Polkerns anzutreffen sind. In Folge dessen rücken die Dotterkörper noch näher zum letzteren heran und füllen auch die zwischen seinen Fortsätzen vorhandenen Buchten aus. Das Ergoplasma hat sich aber im ganzen Ei ausgebreitet und stellt ein feines Netz dar, in dessen Maschen die Dotterkörper liegen. Mit stärkeren Linsen kann es an jeder beliebigen Stelle des Eies nachgewiesen werden.

Die Wanderung des Polkernes an die Peripherie des Eies können

wir kaum als eine active bezeichnen. Sein ganzer Habitus, das Vorhandensein einer derben Membran — das sind Alles Gründe, welche gegen eine solche Annahme sprechen. Ich neige mich vielmehr nach der anderen Seite hin und glaube, dass es das Ergoplasma ist, welches, indem es zum Theil sich selbst an der Peripherie des Eies ansammelt, den Polkern dahin bewegt. Die Activität des Ergoplasmas hatten wir schon Gelegenheit zu beobachten, und da wir keinen Grund haben, vorauszusetzen, dass sie erloschen ist, so können wir die Wanderung des Polkerns ungezwungen durch die Activität des Ergoplasmas erklären.

Weitere Umbildungen des Polkerns habe ich an Ovarialeiern der *Distaplia* nicht gesehen. Das Ei gelangt in diesem Stadium auf eine hier nicht näher zu erörternde Weise in die Bruttasche des Mutterthieres und wird daselbst befruchtet.

Es ist gegenwärtig eine feststehende Thatsache, dass das Keimbläschen vor der Bildung der Richtungskörper eine, wie man sich ausdrückt, regressive Metamorphose erleidet. »Es rückt,« sagt Hertwig (2), »aus der Mitte des Eies allmählich nach der Oberfläche empor, schrumpft ein wenig ein, indem Flüssigkeit in den umgebenden Dotter austritt, seine Kernmembran schwindet, der Keimfleck wird undeutlich und scheint sich schließlich aufzulösen« (pag. 24). Die Richtungsspindel bildet sich »aus Theilen des sich auflösenden Keimflecks, oder aus einem Theil der Kernsubstanz des Keimbläschens aus« (pag. 25).

Indem ich hier aus Hertwig's Lehrbuch die betreffende Stelle anführe, welche gleichsam ein Résumé der bisherigen Kenntnisse dieses Vorganges giebt, kann ich meine weiteren litterarischen Angaben auf nur wenige neuere beschränken. Es wird sich hauptsächlich darum handeln, nachzusehen, ob das, was wir als actives Plasma oder Ergoplasma bezeichnet haben, auch bei anderen thierischen Eiern vorkommt. Dass das Netz und die Membran des Keimbläschens sich im Karyoplasma auflösen und zu einer plasmatischen Masse werden — oder wie sich die meisten Autoren ausdrücken, das Keimbläschen scheide eine Flüssigkeit aus — scheint eine weit verbreitete Erscheinung zu sein. Nur wird dieser »Flüssigkeit« zuweilen eine eigenthümliche Rolle zugeschrieben. O. Schultze glaubt z. B., dass der um das Keimbläschen angehäufte Kernsaft »in kurzer Zeit in den Eikörper eintritt«, ein Vorgang, der für unsere Beobachtungen

wichtig genug ist, gegen welchen wir auch nichts einzuwenden haben. »Bald darauf,« fährt Schultze weiter fort, »wird das Perivitellin ausgeschieden. . . . Da erscheint es in der That am einfachsten, diese Flüssigkeit auf Rechnung des vorher aufgenommenen Kernsaftes zu setzen, um so mehr, da das Verhalten der Reagentien und Farbstoffe dem Kernsaft und dem Perivitellin gegenüber ein gleiches ist« (pag. 217). Nach Schultze wird also der Kernsaft aus dem Ei ausgeschieden — eine Angabe, welche mit den bekannten Thatsachen nicht harmonirt, und noch weniger mit den ausgezeichneten Untersuchungen Böhm's am Ei von *Petromyzon* in Einklang zu bringen ist.

»Während die Eier an Volumen zunehmen,« sagt Böhm, »wird das Keimbläschen größer, dabei verändert es die centrale Lage, um sich allmählich der Oberfläche des Eies zu nähern; die chromatischen Netze verschwinden und scheint der Keimfleck auf Kosten derselben sich zu vergrößern. Eier, die 0,5 mm groß sind, zeigen ein Keimbläschen, welches keine Chromatinnetze mehr enthält: es liegt noch an der Oberfläche des Eies, ist aber von derselben durch eine dotterarme Schicht getrennt.« An Eiern der nahezu geschlechtsreifen Thiere (0,1 mm Durchmesser) nahm der Keimfleck fast gar keine Chromatintinctionen mehr an. »Geschlechtsreife Thiere, die zum Theil Ovarialeier, zum Theil auch Eier in der Bauchhöhle enthielten, ließen verschiedene Stadien der flächenhaften Ausbreitung des Keimbläschens am animalen Pole des Eies erkennen. Die Keimbläschenmembran war nicht mehr zu sehen und konnte man nur in seltenen Fällen auf Schnitten den Keimfleck als ein sehr blasses, kaum von der Umgebung zu unterscheidendes Gebilde, mit Mühe erkennen.

In noch weiter entwickelten, abgelegten, nicht besamten Eiern hat sich das Keimbläschen noch weiter ausgebreitet und stellt nun eine hyaline dünne Scheibe am animalen Pole des Eies dar — das Polplasma« (pag. 56—57).

Böhm findet an seinem Objecte, eben so wie ich am *Distaplia*-Ei, dass das Netz und die Membran des Keimbläschens sich auflösen und aus ihnen ein plasmatischer Körper hervorgeht, welchen Böhm »Polplasma« nennt. Im Falle Böhm's scheint das Netz sich früher aufzulösen als die Membran. Bei *Distaplia* gehen diese Processe zu gleicher Zeit vor sich, und zwar noch ehe das Keimbläschen (Polkern) seine Wanderung nach der Peripherie des Eies begonnen hat. Die Ausbreitung des Polplasmas Böhm's am animalen Pole des *Petromyzon*-Eies muss jedenfalls als ein activer Vorgang seitens

desselben aufgefasst werden, wie überhaupt auch sein späteres Verhalten, nach der Befruchtung, auf eine rege Activität hindeutet. So würde denn das Polplasma Böhm's auch in dieser Eigenschaft mit unserem Ergoplasma übereinstimmen.

Noch viel ähnlicher dem *Distaplia*-Ei verhält sich das Ei von *Colymbetes fuscus*, nach den bereits bei Gelegenheit der Bildung der Nucleogemmen erwähnten Untersuchungen Will's. Nachdem die Tochterkerne des *Colymbetes*-Eies abgegeben worden sind, zeigt sich im Keimbläschen wieder Kernsaft, in welchem das Chromatin sich zu lösen beginnt. Darauf verliert der Umriss des Keimbläschens seine »regelmäßig abgerundete Oberfläche«. Es zeigen sich Erhebungen und Vertiefungen, »ja zum Theil sogar tiefe Einschnitte« (pag. 341), wobei das Keimbläschen immer weiter zu wachsen scheint. Gleichzeitig beginnen zunächst einzelne periphere Theile desselben eine Umwandlung ihrer Substanz zu erleiden — sie werden stellenweise homogen und gleichen in ihrer Beschaffenheit »durchaus dem benachbarten Protoplasma. . . . An solchen Stellen schwindet auch bald die Kernmembran, so dass damit die homogene Kernpartie mit dem benachbarten Protoplasma verschmilzt« (pag. 342). Diese Processe gehen nun immer weiter und »reduciren den Kern auf eine immer geringere Größe . . . gleichzeitig bemerken wir, dass die chromatischen Kernkörperchen noch weiter in ganz winzige Körnchen zerfallen sind und außerdem auch bedeutend an Zahl abgenommen haben. Diese Abnahme ist natürlich durch die Abgabe an den Protoplasmaleib zu erklären; zu einem kleinen Theil jedoch ist sie bei so alten Kernen auch mit dadurch veranlasst, dass auch in dem Kernsaft des Kernes selbst die Chromatinsubstanz bereits angefangen hat, sich zu lösen. In Folge dessen ist der Kernsaft des Eikernes in diesem Alter nicht mehr völlig indifferent gegen Tinktionsmittel, sondern er färbt sich bereits ganz matt rosa. . . . Das gesammte Protoplasma des Eies hat sich zu dieser Zeit bereits in eine große Menge von größeren und kleineren Dotterpartikelchen umgewandelt, mit Ausnahme einer schmalen Schicht homogenen Plasmas in der directen Umgebung des Kernes, welche aber ebenfalls ihrer baldigen Umwandlung in Dottersubstanz entgegensieht und an den meisten Kernen dieses Alters schon nicht mehr nachweisbar ist. . . . Während der zuletzt betrachteten Stadien hat sich auch eine Lageveränderung des Kernes vollzogen. Der Kern verlässt die Mitte des Eies und rückt ganz allmählich an die Peripherie des Eies« (pag. 352—353).

Blochmann hat die eben erwähnten Angaben Will's, allerdings an anderen Objecten, nicht bestätigen können und meint, dass diese von Will beschriebenen Umwandlungen des Keimbläschens auf degenerative Processe zurückzuführen seien. Wenn aber, wie auch Stuhlmann angiebt, das Keimbläschen sich amöboid an die Peripherie des Eies bewegt, so scheint mir doch eine protoplasmatische Umwandlung eines Theiles des Keimbläschens durchaus erforderlich zu sein, um überhaupt eine active Bewegung zu ermöglichen.

Nach der Annahme der meisten Forscher erleidet das Keimbläschen des thierischen Eies vor der Befruchtung eine regressive Metamorphose, welche, wie es scheint, sich auch auf den Keimfleck ausdehnt. Ich glaube nicht, dass man die hier geschilderten Vorgänge des *Distaplia*-Eies mit dieser Annahme in Einklang bringen kann. Diese Processe müssen meiner Ansicht nach gerade umgekehrt, als eine progressive Erscheinung aufgefasst werden. Die anfängliche, vielleicht eine Verminderung des Gesammtvolumens nach sich ziehende Schrumpfung des Nucleolus ist hier mit einer wichtigen histologischen Differenzirung verbunden, aus welcher schließlich ein neues Gebilde, der Polkern, hervorgeht. Eben so wenig glaube ich für die übrigen Bestandtheile des Keimbläschens einen regressiven Vorgang annehmen zu müssen. Sie sind zwar als solche im Ergoplasma nicht mehr vorhanden, aber es ist aus ihnen ein Körper hervorgegangen, dessen Eigenschaften ganz andere geworden sind. Sie sind zu einem sich activ bewegenden und sich vermöge dieser Activität im Dotter ausbreitenden Plasmakörper geworden.

Aus unseren Angaben geht ferner hervor, dass der Dotter des *Distaplia*-Eies zur Zeit der Wanderung des Polkernes an die Peripherie zweierlei mit einander gemengte Substanzen enthält: 1) das ursprüngliche Eiprotoplasma, welches sich in toto in Dotterkörper umgewandelt hat, und das wir von vorn herein, auch an jungen Eiern, als Nähr- oder Deutoplasma bezeichnen können, und 2) das Ergoplasma, das aber nucleolären Ursprunges ist.

Man hat bereits früher nach dem Vorgange van Beneden's zwei verschiedene Stoffe im Eiprotoplasma angenommen: man unterschied ein Eiprotoplasma im engeren Sinne und ein Deutoplasma. Ersteres wurde als die wichtigste Substanz des Eies angesehen, indem man glaubte, dass die wichtigsten Lebenserscheinungen sich in ihr abspielten. Nach unseren Beobachtungen dürfte diese Eintheilung in so fern eine Abänderung erfahren, als bei den Ascidien-Eiern und auch in manchen anderen Fällen der ganze Eiinhalt mit Ausnahme

des Keimbläschens, also Protoplasma und Deutoplasma, in specifisches Nahrungsmaterial sich umwandelt. Auf solche Fälle können wir die von VAN BENEDEN vorgeschlagene Unterscheidung nicht anwenden. So wenig wir mikroskopisch im Plasma junger *Distaplia*-Eier zwei differente Substanzen nachweisen können, so wenig fördert auch seine weitere Entwicklung zwei verschiedene Stoffe zu Tage. Wir sind daher gezwungen, den ganzen Dotter junger Eier als Nährplasma aufzufassen, und können dem letzteren auch fernerhin keine active Rolle bei der Gestaltung späterer Lebensprocesse beimessen. Nur nach dem Vermengen des Nährplasmas resp. des Dotters mit dem Ergoplasma besteht der Körper des *Distaplia*-Eies aus einem activen und passiven Theile; man muss aber hierbei im Auge behalten, dass der active Theil, das Ergoplasma, ein Derivat des Keimbläschens ist.

Ich will nur noch hinzufügen, dass das Nährplasma der thierischen Eier seine specifischen Nährstoffe in sehr verschiedener Weise zur Entwicklung bringen kann. Je nach ihrer Menge, im gegebenen Falle, können diese Stoffe als große Dotterkörper, als kleinere Dotterkugeln, endlich als winzige Lecithinkörnchen entstehen. Gerade vermöge dieser Verschiedenheiten wird es wohl oft sehr schwer sein, auf den hierher gehörenden Entwicklungsstufen des Eies Ergo- und Nährplasma aus einander zu halten. Wir wollen indessen hoffen, dass, nachdem wir auf diese Erscheinung aufmerksam geworden sind, sich auch Reagentien finden werden, welche eine specifische Wirkung auf eine der beiden Substanzen äußern, so dass wir auch an nicht »dotterhaltigen« Eiern im Stande sein werden, dieselben Befunde zu constatiren.

8. Richtungskörper, Befruchtung und Furchungskern.

Wenn ich von meinen bisherigen Beobachtungen sagen kann, dass sie wohl nur unwesentliche Lücken enthalten, so muss ich leider zu meinem großen Bedauern auf nähere Angaben über die Gegenstände dieses Capitels verzichten. Ich habe nur Weniges gesehen, will es aber hier desswegen mittheilen, weil mir auch dieses Wenige nicht ganz ohne Bedeutung zu sein scheint.

Dass meine Beobachtungen über alle diese Dinge so spärlich ausgefallen sind, war eigentlich zu erwarten. Das Ei der *Distaplia* wird, nachdem es in die Bruttasche des Mutterthieres gelangt ist, wahrscheinlich sehr bald befruchtet. Man findet nur äußerst selten ein Ei, welches nicht bereits in Furchung begriffen wäre, und auch dann ist das Stadium, in welchem es sich befindet, nur nach Schnittpräparaten festzustellen. Man kann nun solche Eier jahrelang

schneiden, ohne eine brauchbare Serie von Stadien an einander reihen zu können. So erwies sich denn das *Distaplia*-Ei als ein ungünstiges Object zur Erforschung der Befruchtungsvorgänge. Ich habe mir desshalb auch keine weitere Mühe hinsichtlich dieses Gegenstandes gegeben, und hoffe später Gelegenheit zu finden, diesen Vorgang an solchen solitären Ascidien zu studiren, bei welchen eine künstliche Befruchtung möglich und daher auch die Arbeit lohnender ist.

Hier will ich nur mittheilen, dass ich einmal in einer Schnittserie eines ungefurchten Eies statt eines Polkernes nur einen kleinen Haufen Chromatinkörnchen fand (Fig. 29), deren gegenseitige Anordnung ich auf keine bekannte Prophase der mitotischen Kerntheilung zurückzuführen vermochte. Vielleicht war die Schnittrichtung nicht günstig, vielleicht sind die Theilchen durch das Messer dislocirt worden. Sie lagen in einem Ring von einer dunkleren grobkörnigen Substanz, welche sich deutlich von dem umgebenden Ergoplasma absetzte (*Pk*). Ich irre wohl kaum, wenn ich annehme, dass diese Substanz aus einer Umbildung der Membran, des Netzes und des Karyoplasmas des Polkerns hervorgegangen ist; denn die drei letztgenannten Bildungen waren spurlos verschwunden.

Ferner gelang es mir einmal, das Ei gerade im Stadium zu treffen, als es im Begriffe war, einen Richtungskörper abzuschnüren. Auch die Schnittrichtung erwies sich in diesem Falle als günstig: auf einem Schnitt der Serie traf ich den Richtungskörper, auf dem nächstfolgenden den im Ei zurückgebliebenen Theil des Polkerns.

Ich habe die beiden Schnitte in Fig. 30 und 31 abgebildet. In der ersteren Figur sieht man den Richtungskörper (*Pk*), der von der rechten Seite her gänzlich vom Ei abgeschnürt erscheint. Links bildet die Eihaut noch eine Erhebung gegen denselben und ist an dieser Stelle von der umgebenden Membran des Richtungskörpers noch nicht scharf gesondert. Der Inhalt des letzteren besteht, wie zu erwarten war, aus Dotterkörpern, Ergoplasma und aus einer Hälfte des Polkerns. Die Dotterkörper verhalten sich durchaus denjenigen im Ei anwesenden gleich: sie sind nach der Mitte des Richtungskörpers hin etwas zugespitzt und kehren ihre Basis seiner Membran zu. Das Ergoplasma nimmt das Centrum ein und sendet zwischen die Dotterkörper mehr oder weniger feine Fortsätze hinein. An einer Stelle, nach der Peripherie des Eies zu, streckt das Ergoplasma einen gröberen Fortsatz aus, welcher, wie auf dem folgenden Schnitte (Fig. 31) zu sehen ist, continuirlich mit dem Ergoplasma des Eies zusammen-

hängt. Im Richtungskörper enthält letzteres mehrere chromatische Körnchen, welche in einem Halbkreise radiär angeordnet sind.

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 31) sieht man, wie der nach dem Ei zu gerichtete Fortsatz des Ergoplasmas des Richtungskörpers sich zwischen die Dotterkörper tiefer in das Ei einsenkt und mit dem Ergoplasma, das sich in der Umgebung des zurückgebliebenen Theiles des Polkerns befindet, verschmilzt. Letzterer besteht auch hier aus einer Anzahl kleiner Chromatinkörner, welche annähernd in gleicher Anordnung wie im Richtungskörper sich befinden. Um dieselben kann man jetzt keine specifische Substanz mehr unterscheiden, wie früher in Fig. 29, und ich glaube, dass sie, wenn auch nicht mit dem Ergoplasma verschmolzen, so doch jedenfalls zu demselben irgend wie in nähere Beziehungen getreten ist. Im Ei sendet das in der Umgebung der Chromatinkörper angesammelte Ergoplasma Fortsätze nach allen Richtungen aus, welche sich zwischen die benachbarten Dotterkörper einsenken und continuirlich mit dem übrigen Ergoplasmanetz zusammenhängen.

Ob das *Distaplia*-Ei ein oder zwei Richtungskörperchen abschnürt, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. Vielleicht darf man, wenn man die Größe des beobachteten Richtungskörpers in Betracht zieht, vermuthen, dass demselben kein zweiter nachfolgt.

MacMurrich, der bei *Fulgur carica*, einem Prosobranchiaten, von dem großen dotterhaltigen Ei nur einen einzigen dotterhaltigen Richtungskörper sich abschnüren sah, glaubt auf Grund seiner Beobachtung schließen zu dürfen, dass überhaupt im ganzen Thierreiche die Zahl der Richtungskörper in einem umgekehrten Verhältnis zur Quantität des Dotters steht. Diese Hypothese harmonirt allerdings wenig mit den Befunden von Schultze und Böhm, von welchen der Erstere für die Amphibien, der Letztere noch neuerdings für *Petromyzon* das Vorhandensein zweier Richtungskörper nachgewiesen haben.

Bei den solitären und socialen Ascidien scheinen nach der Angabe von Fol und van Beneden & Julin zwei Polkörper zur Abschnürung zu kommen; auch vollzieht sich letztere nach Fol noch im Ovarium. »Les oeufs des Tuniciers,« sagt Fol, »sont tout particulièrement défavorables à l'observation de ces phénomènes, à cause de leurs enveloppes qui nuisent à la clarté des images. Néanmoins, j'ai rencontré de loin en loin des objets qui ne me laissent aucun doute sur ce point. Les processus sont exactement les mêmes que chez les Étoiles de mer, seulement ils se passent, comme chez les

Oursins, au sein de l'ovaire. J'ai vu des vésicules germinatives ratatinées, j'ai vu des amphiasters de rebut, et enfin j'ai vu des globules polaires. . . . Les globules polaires sont au nombre de deux et se distinguent facilement des globules du testa, d'abord par la présence d'un noyau, puis par les dimensions, et enfin par la position, car ils sont logés sous le testa larvaire, dans un espace lenticulaire compris entre ce dernier et la surface du vitellus« (**4**, pag. 153—154).

Van Beneden & Julin (**1**, pag. 5) geben an, dass sie pseudokaryokinetische Figuren an Eiern der *Clavellina* gesehen haben, welche dem Oviducte entnommen waren. Diese Figuren sollen denjenigen gleichen, welche van Beneden bei *Ascaris megalocephala* beobachtet hat: »Nous avons constamment trouvé l'axe de la figure dicentrique dirigé non pas radiairement, mais toujours perpendiculairement au rayon de l'œuf. Aussi, pensons-nous qu'ici, comme chez l'*Ascaris megalocephala*, l'élimination des globules polaires se fait dans le plan équatorial de la figure et que le lieu de formation de ces éléments ne répond nullement à l'un des sommets du fuseau de direction.«

Ich kann darüber nicht urtheilen, ob die Richtungsspindel bei *Distaplia* radiär oder tangential gerichtet war. Verbindungsfasern habe ich auch nicht wahrnehmen können. Offenbar war das Stadium, das ich gesehen und abgebildet habe, ein älteres. An späteren Stadien, während der ersten Phasen der Segmentation ist es mir niemals gelungen, Reste eines Richtungskörpers zu finden.

Was die Befruchtung angeht, so kann ich anführen, dass ich einmal an der Peripherie eines ungefurchten Eies zwei neben einander liegende Kerne fand (Fig. 32 *Sp.Wk*). Sie waren beide von bedeutend kleineren Dotterkörpern umgeben, welche ihrerseits zwischen sich ein Netz von Ergoplasma erkennen ließen. Der eine größere Kern (*Sp*) lag der Peripherie näher und schien mit derselben vermittelst eines vielleicht plasmatischen Stranges in Verbindung zu stehen. Der kleinere Kern lag etwas tiefer im Ei, jedoch in nächster Nähe des größeren. Ich glaube den größeren Kern für einen Spermakern halten zu dürfen, den kleineren für den weiblichen Vorkern.

Das Ei muss ziemlich rasch nach der Befruchtung abgetödtet worden sein, denn es haben an den beiden Kernen noch nicht jene Umwandlungen begonnen, welche sonst der Copulation beider Kerne vorausgehen.

Van Beneden & Julin theilen mit, dass sie mehrere Eier der

Clavellina mit zwei Pronuclei gesehen haben. »Ces éléments nucléaires,« sagen sie, »ne deviennent jamais de grands noyaux sphériques, comme chez les *Ascaris*, *Pterotrachea*, *Sagitta* etc.« (**1**, pag. 5—6). Das weitere Schicksal dieser Kerne und den Modus der Entstehung der ersten karyokinetischen Figur aus ihnen haben VAN BENEDEN & JULIN eben so wenig wie auch ich verfolgt.

Das letzte Stadium der Eireifung, das ich in diesem Abschnitte meiner Arbeit anführen will, ist ein Ei mit einem Furchungskern (Fig. 33). Dasselbe hat einen Durchmesser von 0,480 μ, ist also beinahe einen halben Millimeter groß. Seine Peripherie erscheint auf Schnitten als eine kreisförmige regelmäßige Linie, welche der Ausdruck einer äußerst zarten Membran ist. Der Zeitpunkt, an welchem letztere sich bildet, ist für mich unklar geblieben. Sie ist jedenfalls zur Zeit der Abschnürung des Richtungskörpers bereits vorhanden.

In einer einfachen Reihe um das Ei herum liegen die Abortiveier, welche ihrerseits von einer Schicht sehr dünn und lang gewordener Follikelzellen umgeben sind.

Der Furchungskern (Fig. 33 und 34 *Fk*) befindet sich nicht im Centrum des Eies, sondern liegt dem einen Pole (dem späteren animalen Pole) desselben näher. Er ist umgeben von einer bedeutenden Quantität von fein granulirtem Ergoplasma, das pseudopodienartige Fortsätze nach allen Richtungen in den Dotter hinaussendet. Der Furchungskern selbst besitzt noch keine Membran und besteht aus einer großen Anzahl kleiner Chromatinkügelchen (Fig. 34 *Fk*), von welchen jedes von einem helleren Hofe umgeben zu sein scheint. Es erinnert dieses Verhältnis an das, was wir an den Karyoblasten der *Fritillaria* (Fig. 17) gesehen haben, und scheint mit den Befunden, welche BÖHM am Furchungskern des *Petromyzon*-Eies gesehen hat, im Wesentlichen übereinzustimmen.

BÖHM giebt an, dass der Spermakern wie auch der Eikern vor ihrer Copulation in Chromatinkörper, »Meriten«, zerfallen und unterscheidet daher Spermato- und Karyomeriten. Demnach ist der Furchungskern bei ihm anfänglich aus zwei Portionen zusammengesetzt. »Die eine mit einer Strahlung umgebene besteht aus 4—5 Kugeln, die wir sofort als etwas größere Spermatomeriten wieder erkennen; die andere besteht aus kleineren stärker tingirten, zahlreicheren kugeligen Stücken (Karyomeriten)« (pag. 60). »Ein Merit besteht,« nach BÖHM, »aus einer wenig chromatinhaltigen Kugel, dem Körper,

welche ein Chromatinkorn, Mikrosoma, enthält.« . . . »4 Stunden nach der Besamung,« sagt Böhm, »finden wir den definitiven Furchungskern von einer ellipsoidischen Gestalt, membranlos, wenig gefärbt und in ihm stark gefärbte Chromatinkörner: die Mikrosomen. Der definitive Furchungskern bildet sich dadurch, dass die Körper der Spermato- und Karyomeriten des provisorischen Furchungskernes mit einander verschmelzen und die Mikrosomen dabei frei werden. Aus diesen letzteren baut sich nun der chromatische Antheil der karyokinetischen Figur auf, deren Bildung das Einschneiden der ersten meridionalen Furche vorangeht« (p. 61).

An dem von uns beobachteten Furchungskern der *Distaplia* liegen die Chromatosomen noch in ihren Kapseln eingeschlossen, die Spermato- und Karyomeriten sind aber an ihm nicht aus einander zu halten. Wir können annehmen, dass wir dasjenige Stadium des Furchungskernes nach dem Schema Böhm's vor uns haben, bei welchem die beiden Arten der Meriten zwar nicht mehr aus einander zu halten sind, ihre völlige Verschmelzung aber noch nicht vor sich gegangen ist.

Die im vorigen Kapitel mitgetheilten Beobachtungen sind spärlich genug ausgefallen. Ich glaube aber trotzdem einige Schlüsse aus ihnen ziehen zu können, welche dazu geeignet sein dürften, ein weiteres Licht auf die bereits früher betrachteten Vorgänge zu werfen.

Was zunächst den Polkern angeht, so können wir, wie mir scheint, mit Grund annehmen, dass derselbe sich im Wesentlichen so verhält, wie es bei anderen thierischen Eiern nur vom Keimbläschen her beschrieben wird. Seine Membran und sein Reticulum lösen sich auf, es bleiben dann nur Chromatinkörnchen bestehen, welche in die Bildung einer chromatischen Kernfigur eingehen und so zum Theil in den Richtungskörper gelangen, zum Theil im Ei zurückbleiben und den chromatischen Theil des weiblichen Vorkernes liefern. Über die übrigen Bestandtheile des Polkernes kann vermuthungsweise ausgesprochen werden, dass sie die achromatischen Theile der Richtungsfigur mit bilden helfen, wobei die im Ei zurückgebliebene Partie zur achromatischen Grundlage des weiblichen Vorkernes wird.

Alle diese Dinge würden ja nichts Besonderes bieten, wenn man nicht wüsste, dass der Polkern sammt allen seinen Derivaten lediglich vom Nucleolus des Keimbläschens herstammt; dass alle diese

Vorgänge also nicht innerhalb des Eiprotoplasmas vor sich gehen, sondern im Ergoplasma (Polplasma, Böhm); dass endlich das Ergoplasma selbst vom Keimbläschen herstammt, also auch selbst umgewandelte Kernsubstanz ist.

Wie Böhm für das Ei von *Petromyzon* gezeigt hat und ich es für *Distaplia* nachgewiesen zu haben glaube, liegt auch der Furchungskern mitten im Ergoplasma und es besteht kein Grund, anzunehmen, dass dieses Verhältnis sich künftighin während der Furchung ändert. Der Kern jeder künftigen Gewebszelle wird in das Ergoplasma eingebettet sein, welches letztere seine netzartige Anordnung wohl auch in Zukunft bewahren wird. Die active Rolle, welche es im Ei zu spielen berufen wurde, wird es auch in künftigen Entwicklungsprocessen nicht einbüßen, sondern überall da, wo wir es antreffen, als das wesentliche gestaltende Element der Zelle auftreten. Es würde mit derjenigen Substanz der Zelle zusammenfallen, welche Kupffer Protoplasma im engeren Sinne nennt und welche Flemming als Filarplasma, Strasburger als Hyaloplasma bezeichnet.

In seinen Arbeiten nennt Boveri diese Substanz Archoplasma und schreibt ausschließlich ihr eine active Rolle bei den Theilungsvorgängen der Eier (*Ascaris*) zu. »Die übrigen Bestandtheile der Zelle,« sagt Boveri, »nehmen, wie es scheint, an dem Theilungsvorgange keinen activen Antheil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen vertheilt« (3, pag. 61). Die wichtige Rolle, welche das Archoplasma im Eie von *Ascaris megalocephala* spielt, leuchtet schon daraus ein, dass aus demselben die ganze achromatische Kerntheilungsfigur mit ihren Fäden, Polsonnen und Centrosomen (Centralkörperchen, van Beneden & Neyt) entstehen. Die Activität der »Archoplasmafädchen« ist hierbei so augenfällig, dass Boveri sich dazu veranlasst fühlte, sie geradezu als »musculöse Fibrillen« zu bezeichnen. Sie heften sich an die einzelnen chromatischen Elemente an und die Bewegung dieser Elemente »ist einzig und allein die Folge der Contraction der daran festgehefteten Fibrillen« (3, pag. 100).

Ich kann hier nicht näher auf die schönen Untersuchungen Boveri's eingehen, noch weniger mich auf die grundlegende Arbeit van Beneden's und die sich daran knüpfende Litteratur einlassen, sondern will nur noch die Frage aufwerfen, ob das Archoplasma Boveri's nicht mit unserem Ergoplasma identificirt werden könnte.

Leider ist dieses bislang noch nicht möglich, da Boveri gerade den für meine Zwecke so wichtigen Punkt erst in nächster Zeit zu bearbeiten verspricht: nämlich die Entstehung der Eier und die allmähliche Ausbildung des Keimbläschens bei *Ascaris megalocephala* (2 pag. 13). — Ich kann hier nur eine einzige Thatsache aus den Boveri'schen Untersuchungen anführen, welche vielleicht dafür sprechen dürfte, dass das Archoplasma auch bei *Ascaris* nucleolären Ursprunges ist — das ist nämlich eine Reaction desselben gegen die Pikrinessigsäure. »Der Nachweis,« sagt Boveri, »dass das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandtheilen verschiedene Substanz ist, lässt sich durch eine Reaction desselben auf die Pikrinessigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von *Ascaris megalocephala* ein, so verquellen alle Bestandtheile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vacuolisirten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und das Archoplasma sich erhält« (3 pag. 62). In diesem Falle verhalten sich also die Bestandtheile der Kerne und das Archoplasma gleich.

Weil Boveri die frühen Stadien der Eientwicklung nicht untersucht hat, ist es auch nicht möglich, zu entscheiden, ob er von Anfang an mit einem Keimbläschen oder mit einem Polkern in unserem Sinne zu thun gehabt hat.

Die in dieser Arbeit angeführten, von Ascidien, Insecten und *Petromyzon* herstammenden Fälle dürften indessen der Vermuthung Raum geben, dass es sich auch anderwärts damit nicht anders verhält. Man kann nicht voraussetzen, dass das Ergoplasma bei gleichen physiologischen Functionen das eine Mal aus dem Keimbläschen herrührt, das andere Mal eine Zellsubstanz ist. Dann würde es das eine Mal eine Kernsubstanz sein, welche thätig in den Process der mitotischen Theilung eingreift, das andere Mal aber ein Archoplasma im Sinne Boveri's.

Eine andere schwierige Frage, über welche ich mir noch kein Urtheil gebildet habe, ist diejenige der Herkunft des Ergoplasmas im Keimbläschen selbst. Ist das Ergoplasma, wie wir Grund hatten, es vorauszusetzen, bei allen aus dem Ei stammenden Zellen um ihren Kern vorhanden und als ein feines Netz auch weiterhin in der Zelle ausgebreitet, so muss der Vorgang, durch welchen es zu einem Bestandtheile des Keimbläschens wird, vorläufig dahin gestellt bleiben. Vielleicht könnte man annehmen, dass schon bei den Ahnenzellen der Eier das Ergoplasma sich um den Kern gruppirt, sich

mit einer Membran umgiebt und sich schließlich in das Reticulum des Keimbläschens umwandelt, wobei der Kern der Zelle zum Nucleolus wird. Die übrigen Substanzen des Zellenleibes würden sich dann ausschließlich zu Nahrungsmaterial umbilden.

Ich hoffe, dass die Erforschung dieser fundamentalen Processe nicht lange auf sich warten lassen wird. Sollten diese Zeilen hierzu eine Anregung bringen, so wäre ihr Zweck erreicht.

9. Zusammenfassung der Resultate.

1. Das allgemein als Ei bezeichnete Gebilde ist bei den Ascidien (*Distaplia*) kein solches im gewöhnlichen Sinne. Es ist vielmehr ein Ooblast, der erst Eier producirt, und in Folge dessen einem Ooblast der Appendicularien (*Fritillaria*) zu vergleichen.

2. Die von den Ooblasten producirten Eier functioniren als solche bei den Appendicularien, während bei den Ascidien nur ein einziges davon befruchtungsfähig wird. Alle übrigen werden abortiv und sind bisher als »Testazellen« beschrieben worden.

3. Die Kerne der Eier der Appendicularien so wie auch der abortiven der Ascidien entstehen als Knospen des Ooblastenkernes, des Karyoblasten. Sie bilden sich bei den Ascidien ohne Betheiligung des Nucleolus als einfache Abschnürungen von Theilstücken der Membran und des Reticulums des Karyoblasten. An der Oberfläche des Ooblasten vermehren sie sich bei *Distaplia* auf karyokinetischem Wege.

4. Später umgeben sich die Kernknospen oder Nucleogemmen mit einem Theil des Protoplasmas des Ooblasten, werden dadurch zu Zellen und schnüren sich schließlich vom letzteren ab.

5. Die Eier der Appendicularien erhalten bei ihrer Abschnürung eine follikuläre Hülle, mit welcher der Ooblastencomplex dieser Thiere von Anfang an umgeben war. Bei den Ascidien erhalten die Abortiveier keine Hülle mehr, sondern verbleiben in dem Raume zwischen dem Ooblasten (Ei) und dem Follikelepithel.

6. Letzteres entsteht bei den Ascidien nach dem von VAN BENEDEN & JULIN angegebenen Modus, d. h. aus den nicht zu Ooblasten gewordenen Zellen des Keimepithels.

7. Es besteht ein Grund, anzunehmen, dass die Reduction der vom Ooblasten gebildeten Eier noch weiter vor sich geht, als es bei den Ascidien der Fall ist. Die Nucleogemmen erhalten dann keine specifische Protoplasmahülle mehr, sondern lösen sich im Ooblasten auf. Die bei Wirbelthieren mehrfach beobachteten Knospenbildungen

des Keimbläschens (Karyoblasten) sind wahrscheinlich hierher zu zählen.

8. In späteren Furchungsstadien ließ es sich nachweisen, dass manche Abortiveier der *Distaplia* von den großen Entoblastzellen gefressen werden, während andere, ohne an irgend einer Gewebsbildung der Larve Theil zu nehmen, noch längere Zeit bestehen bleiben.

9. Nach dem Austritt der Abortiveier aus dem Ooblasten stellt derselbe ein wahres Ei dar, der Karyoblast ein Keimbläschen.

10. Das gesammte Protoplasma des Eies (Eidotter) zerfällt in Dotterkörper, derart, dass keine Zwischensubstanz erhalten bleibt.

11. Zu gleicher Zeit lösen sich Membran und Reticulum des Keimbläschens in dessen Karyoplasma auf und wandeln sich in einen plasmatischen, sich activ bewegenden, amöbenartigen Körper um, der sich allmählich im ganzen Ei netzartig ausbreitet, das Ergoplasma (Polplasma, Böhm).

12. Der Nucleolus, der sich bisher passiv verhalten hat, bildet sich durch eine innere histologische Differenzirung in einen »Polkern« mit Membran, Kernnetz und Nucleolus um.

13. Durch Action des Ergoplasmas wird der Polkern zur Peripherie des Eies geführt. Er verliert hierbei seine Membran und sein Netz — sein Chromatin verwandelt sich in chromatische Schleifen, welche beim Abschnüren des Richtungskörpers eine chromatische Figur aus sich hervorgehen lassen. Er verhält sich also gerade so, wie es sonst nur vom Keimbläschen her bekannt ist.

14. Es wurde die Bildung eines Richtungskörpers beobachtet; dieselbe muss als eine Zelltheilung aufgefasst werden.

15. Für die Bütschli'sche Hypothese, dass die Richtungskörper rudimentäre Eier sind, ist durch die Verhältnisse bei *Distaplia* in so fern eine Stütze erbracht worden, als gezeigt wurde, dass die Abortiveier derselben nach ihrer Theilung alle die gleiche Größe haben.

16. Der Furchungskern ist von einer größeren Menge Ergoplasmas umgeben. In dem beobachteten Stadium besteht er aus einer großen Anzahl von gleichartigen »Meriten« (Böhm).

17. Das Ergoplasma ist, nachdem es entstanden und auch weiterhin, in allen späteren Derivaten der Eizellen, mit dem Protoplasma im Sinne Kupffer's zu identificiren.

Nachschrift.

Nachdem mein Manuscript bereits druckfertig geworden war, erschien die ausführliche Arbeit Böhm's »Über Reifung und Befruchtung der Eier von *Petromyzon Planeri*« (Arch. Mikr. Anat. 32. Bd. pag. 613—670). Ich betrachte diese Arbeit als einen werthvollen Beitrag zur Lehre von der Befruchtung bei den Wirbelthieren. Da Böhm in der ausführlichen Schrift in keinerlei wesentlichen Punkten von seiner in dieser Arbeit mehrfach citirten vorläufigen Mittheilung abweicht, so glaube ich an dieser Stelle auch nicht näher auf seine neuere Publikation eingehen zu müssen.

Neapel, den 31. December 1888.

Litteraturverzeichnis.

Balbiani, E. G., Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. in: Z. Anzeiger 6. Jahrg. 1883.

van Beneden, E., Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. in: Arch. Biol. Tome 4. 1883.

van Beneden, E., & Charles Julin, **1.** La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 7. 1884.

—— **2.** Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6. 1884.

van Beneden, E., & Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire karyokinétique chez l'*Ascaris* du cheval. in: Le Moniteur Belge N° 232. Août 1887.

Böhm, A. A., Über die Befruchtung des Neunaugeneies. in: Sitz. Ber. Akad. München 8. Februar 1887.

Blochmann, F., Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Heidelberg 1886.

Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1884.

Boveri, Th. **1.** Über die Bedeutung der Richtungskörper. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München 2. Bd. 1886.

—— **2.** Zellen-Studien. Heft 1. Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*. in: Jena. Zeit. Naturw. 21. Bd.

—— **3.** Zellen-Studien. Heft 2. Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. ibid. 22. Bd. 1888.

Bütschli, O., Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. in: Biol. Centralbl. 4. Bd. 1885.

Davidoff, M. v., **1.** Über freie Kernbildung in Zellen. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Physiol. München 3. Bd. 1887.

Davidoff, M. v., **2.** Über die erste Entwicklung bei *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. in: Anat. Anzeiger 2. Jahrg. 1887.

Della Valle, Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. in: Mem. Accad. Lincei Vol. 10 1881.

Fol, H., **1.** Sur la formation des œufs chez les Ascidiens. in: Journ. Micr. Paris 1. Année. 1877.

—— **2.** Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Genève 1872.

—— **3.** Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens et chez d'autres animaux. in: Compt. Rend. Tome 96. 1883.

—— **4.** Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1. 1884.

Ganin, M., Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1871.

Hertwig, O., **1.** Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873.

—— **2.** Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 1. Abtheilung. Jena 1886.

Korschelt, Eug., Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insectenovariums. in: Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1887.

Kowalewsky, A. O., **1.** Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 10. 1866.

—— **2.** Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.

—— **3.** Über die Entwicklung des *Pyrosoma*. ibid. 11. Bd. 1875.

Kupffer, C., **1.** Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. ibid. 6. Bd. 1870.

—— **2.** Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. ibid. 8. Bd. 1872.

Lee, Arthur Bolles, Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires. in: Recueil Z. Suisse Tome 1. 1884.

MacMurrich, J. Playfair, A contribution to the Embryology of the prosobranch Gasteropods. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3. 1886.

Maurice, Ch., Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.). in: Arch. Biol. Tome 8. 1888.

Maurice, Ch. & Schulgin, Embryologie de l'*Amaroecium proliferum*. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 17. 1884.

Metschnikoff, E., Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 22. Bd. 1872.

Nussbaum, M., Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. in: Arch. Mikr. Anat. 18. Bd. 1880.

Roule, L., Sur la structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées. in: Compt. Rend. Tome 96. 1883.

Sabatier, A., **1.** De l'ovogénèse chez les Ascidiens. ibid.

—— **2.** Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1. 1884.

Scharff, Robert, On the Intra-Ovarian Egg of some Osseous Fishes. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 28. 1887.

Schultze, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibiencies. in: Zeit. Wiss. Z. 45. Bd. 1887.

Seeliger, O., Eibildung und Knospung von *Clavellina lepadiformis*. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 86. Bd. 1882.

Semper, C., Über die Entstehung der geschichteten Celluloseepidermis der Ascidien. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 2. Bd. 1875.

Stepanoff, Paul, Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phallusia*. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 13. 1869.

Stuhlmann, Franz, Die Reifung des Arthropodeneies. in: Ber. Nat. Ges. Freiburg 1. Bd. 1887.

Uljanin, Basilius, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel etc. in: Fauna Flora Golf Neapel 10. Monogr. 1884.

Ussow, M., Zoologisch-embryologische Untersuchungen. in: Arch. Naturg. 41. Jahrg. 1875.

Will, L., Oogenetische Studien. I. in: Zeit. Wiss. Z. 43. Bd. 1886

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen, mit Ausnahme der Fig. 17, rühren von *Distaplia magnilarva* her und sind mit Zeiss'schen Linsen vermittelst einer Camera lucida entworfen. Die sich hierbei ergebende Vergrößerung ist in dieser Erklärung jeder Figur beigefügt. Da, wo keine besondere Angabe über die Conservationsmethode steht, ist Sublimat-Eisessig angewendet worden.

Die für alle Figuren gültigen Bezeichnungen sind folgende:

Aov Abortiveier.
Dk Dotterkörper.
Eh Eihaut.
Ep Ergoplasma.
Fl Follikelzellen.
Flk Kerne derselben.
Kb Karyoblast.
Mk Kernmembran.
Ng Nucleogemma (Kernknospe).
Nk Nucleolus des Polkernes.
Nl Nucleolus.
Ob Ooblast.
Ov Ei.
Pk Polkern.
Rt Reticulum, Kernnetz.
Vg Keimbläschen.

Tafel 5.

Fig. 1. Ein Ooblast (Ei der Autoren) vor der Entstehung der Nucleogemmen. Vergr. 600.
- 2—8. Ooblasten in auf einander folgenden Altersstufen, die Bildung und weiteres Verhalten der Nucleogemmen zeigend. Vergr. 600.
- 9. Ein Karyoblast mit vielen Nucleogemmen. Vergr. 600.
- 10. Verschiedene Entwicklungsstufen der Nucleogemmen. Halbschematisch. Vergr. 600.
- 11—13. Peripherie von drei auf einander folgenden Stadien älterer Ooblasten, von welchen der, dem die Fig. 11 entnommen, etwas älter ist als der in Fig. 8 abgebildete. Die Follikelzellen sind weggelassen. Vergr. 980.
- 14. Abortiveier nach ihrem Austritt aus dem Ooblasten. *N* Kern. Vergr. 980.
- 15. Peripherie eines Ooblasten unmittelbar nach der Dotterbildung. Vergr. 600.
- 16. Dieselbe von einem etwas älteren Ooblasten.

Fig. 17. Schnitt eines halbreifen Ovariums von *Fritillaria furcata* Fol. (conservirt in 100 ccm Eisessig + 10 Tropfen einer 1%igen Überosmiumsäure-Lösung). Vergr. 265.

- 18. Ein Keimbläschen mit den es umgebenden Dotterkörpern. Das Reticulum desselben fängt an, sich aufzulösen. Die Membran als solche ist nicht mehr deutlich zu sehen. Vergr. 600.
- 19. Ein Keimbläschen nach vollständiger Auflösung der Membran und des Reticulums. Das Ergoplasma fängt an, in den Dotter vorzudringen. Der Nucleolus, der eine längliche Form hatte (Fig. 21), ist quer getroffen. (Conservation in Pikrin-Eisessig.) Vergr. 600.

Tafel 6.

- 20. Ein Nucleolus mit zahlreichen durch seine Schrumpfung entstandenen Fortsätzen. Vergr. 600.
- 21. Nucleolus, dessen Form eine eigenthümlich langgestreckte ist. Vergrößerung 600.
- 22—26. Auf einander folgende Stadien der Umbildung des Nucleolus in einen Keimkern, wobei das Ergoplasma sich immer weiter und weiter netzartig im Dotter ausbreitet, daher letzterer fortwährend näher zum Nucleolus rückt. Vergr. 600.
- 27. Ein Nucleolus nach vollendeter Umbildung in einen Keimkern. Das Keimplasma ist nur in Spuren um denselben vorhanden. Er findet sich von größeren Dotterkörpern unmittelbar umgeben. Vergr. 600.
- 28. Peripherie und Polkern eines Eies aus der Bruttasche des Mutterthieres. Vergr. 600.
- 29. Der Polkern ist noch mehr peripher gerückt und zeigt nur noch einige Chromatinkörper. Seine übrigen Bestandtheile sind aufgelöst und umgeben die chromatischen Theile als eine dunklere, sich vom Ergoplasma noch scharf absetzende Substanz. Vergr. 600.
- 30 und 31. Zwei auf einander folgende Schnitte. Fig. 30 zeigt einen Richtungskörper, Fig. 31 die Peripherie des Eies, in welcher der zurückgebliebene Theil des Polkernes zu sehen ist. Vergr. 600.
- 32. Peripherie eines Eies unmittelbar nach der Befruchtung. *Sp* Spermakern. *Wk* weiblicher Vorkern. Vergr. 600.
- 33. Ei mit Furchungskern (*Fk*). Vergr. 72,5.
- 34. Der Furchungskern desselben Eies und seine Umgebung. Vergr. 600.
- 35. Peripherie desselben Eies. Vergr. 600.

Note intorno alle specie mediterranee del genere Scopelus

del

Dott. Fed. Raffaele.

Con la tavola 7.

La distribuzione dei punti lucidi della pelle degli Scopeli è un buonissimo carattere sistematico al quale finora non si è dato l'importanza che esso merita. — Dopo esaminati molti esemplari delle nostre specie, mi sono convinto della utilità e della sicurezza di questo carattere per poterle senz' altro aiuto facilmente distinguere; siccome non di tutte le specie e non sempre esattamente è stata indicata dagli autori la posizione di quegli organi peculiari, ho creduto buono di pubblicare alcune figure diagrammatiche che serviranno a colmare questa lacuna. — È da augurarsi che da ora innanzi si voglia sempre tener conto nelle descrizioni di un carattere così semplice ed importante. — Voglio qui esprimere la mia gratitudine al professor Enrico H. Giglioli, che, molto cortesemente, mi ha permesso di studiare gli esemplari della ricca collezione di Scopelidi, che si trova nel bellissimo Museo dei Vertebrati a Firenze.

Prima di parlare delle singole specie devo premettere alcune parole per giustificare il modo col quale le ho ordinate, giacchè non mi pare che l'ordinamento adottato dal Günther nel suo catalogo risponda in tutto alle affinità naturali.

Il Günther divide il genere *Scopelus* in due gruppi; il primo comprende gli Scopeli che hanno raggi anali più numerosi dei dor-

sali, il secondo quelli a raggi dorsali più numerosi. Nel primo sono noverati: *S. Rissoi*, *Benoiti*, *Humboldtii*, *caninianus*, *metopoclampus*, *Rafinesquii*, *maderensis*, *Coccoi*, *Bonapartii*; nel secondo: *S. Gemellari*, *resplendens* e *caudispinosus*. Ora, *S. metopoclampus*, *Rafinesquii*, *maderensis* e *Bonapartii* stanno proprio a disagio nel primo gruppo; in essi la differenza tra il numero dei raggi dorsali e quello degli anali è zero, o, eccezionalmente, 1; dunque queste specie insieme allo *S. Gemellari* in cui la differenza è 2, dovrebbero formare un gruppo del genere in cui il numero dei raggi dorsali è eguale o poco diverso da quello degli anali. Se si tien conto della forma del corpo e di altri caratteri, si troverà pienamente giustificato questo modo di vedere, e i tre gruppi o sottogeneri corrisponderanno presso a poco ai tre generi adottati da Bonaparte: *Scopelus*, *Myctophum*[1] e *Lampanyctus*.

Il 1° gruppo (*Scopelus*) comprenderebbe gli *S.* con raggi dorsali meno numerosi degli anali, con corpo fusiforme, con apertura boccale non molto ampia, che non oltrepassa di molto la verticale condotta dal margine anteriore dell' orbita; con margine posteriore del preopercolo verticale o quasi (*S. Rissoi*, *Coccoi*, *Benoiti*, *caninianus*, *Humboldtii*).

Il 2° (*Myctophum*), quelli con raggi dorsali in numero eguale o poco diverso da quello degli anali, con corpo claviforme, con apertura boccale mediocre, con margine posteriore del preopercolo poco obliquo e (per lo più) con apparato luminoso frontale (*S. Rafinesquii*, *metopoclampus*, *Gemellari*).

Il 3° (*Lampanyctus*), quelli con numero di raggi dorsali maggiore di quello degli anali, con corpo molto allungato, a margine dorsale quasi parallelo al ventrale; con apertura boccale ampia, di molto eccedente la verticale condotta dal margine posteriore dell' orbita; con margine posteriore del preopercolo molto obliquo (che fa, cioè, un angolo molto acuto col mascellare) (*S. maderensis*, *crocodilus*, *elongatus*).

Questi tre gruppi servono soltanto a rendere più comoda la classificazione delle specie, ma non mi pare opportuno di attribuire ad essi valore generico. Quanto al nome del genere, il Collett vorrebbe adottare quello di *Myctophum* di Rafinesque, come più antico di *Scopelus* dato da Cuvier; ma siccome in seguito il nome di Rafinesque è stato adoperato da Bonaparte e da altri ad indicare alcune specie che poi sono state ricondotte nel genere *Scopelus*, e questo nome sembra consacrato dall' abitudine, nè può generare alcuna confusione,

[1] = *Nyctophus* di Cocco.

è forse meglio conservare il nome di *Scopelus* anche facendo un piccolo strappo alla legge di priorità[1].

I punti lucidi, come si trovano in tutte le specie del genere finora conosciute, si possono utilmente indicare dalla sede che occupano, chiamando:

1° Preorbitali, quelli che sono innanzi agli occhi,
2° Preopercolari, - - - sul preopercolo o dietro di esso,
3° Branchiali, - - - dietro l'apertura branchiale,
4° Laterali, - - - sui fianchi,
5° Ventrali - - - sul ventre, dall' istmo all' ano,
6° Anali - - - lungo la base della pinna anale,
7° Post-anali - - - dietro e in continuazione dei precedenti,
8° Codali - - - sulla radice della coda.

Gli organi ventrali variano poco nella posizione, nè se ne terrebbe perciò utilmente conto come carattere specifico; lo stesso si dica dei punti lucidi mascellari, mandibolari, branchiostegali che si trovano quasi sempre.

Scopelus Rissoi, Cocco (tav. 7 fig. 1).

Vi sono piccole differenze tra il disegno di Leydig ed il mio: il punto anteriore all' orbita è piccolo e poco visibile, non essendo quasi punto cinto di nero; il punto preopercolare inferiore è pure molto piccolo; la serie anale è separata da uno spazio maggiore del diametro di un punto ventrale, dalla serie ventrale, e dai due organi alla base della coda; i tre punti laterali posteriori sono disposti a triangolo ottuso.

Ho esaminato di questa specie più di 20 esemplari provenienti da Messina.

Scopelus Benoiti, Cocco (fig. 2).

Cocco dà una descrizione piuttosto lunga della distribuzione dei punti lucidi, descrizione che Leydig riporta, senza notare un errore nel quale evidentemente è incorso Cocco dove dice: »da questo punto [origine dell' anale] se ne contano in dietro dieci più piccoli, più ravvicinati, e dopo questi due più piccoli risalgono obliquamente in alto: dietro i detti sei punti v'è un piccolo intervallo e dopo di esso

---

[1] Per la sinonimia delle specie, quando non vi è altra indicazione, s'intende ritenuta quella del Günther.

altri sei più piccoli; quindi un altro piccolo intervallo dietro del quale ve n' ha altri due della stessa grandezza.« Se invece di dieci al principio del periodo, si legge sei, la descrizione corrisponde ai fatti. — Leydig ha osservato soltanto 3 esemplari, e il disegno che egli dà non è perfettamente simile al mio: io ho trovato la disposizione che ho figurata, in più di 30 esemplari di Nizza, d'Ischia, di Napoli e di Messina; la sola variazione che ho notata è quella del numero dei punti codali ed anali che sembrano più costantemente essere 6 e 6, ma possono anche essere, 5 e 6, 6 e 7, 5 e 7, 6 e 5, 7 e 7, e 8 e 5.

Scopelus Humboldtii, Risso (fig. 3).

Leydig parla di 2 piccoli punti lucidi, uno innanzi, l'altro dietro l'occhio, e di altri 2 sul preopercolo che non sono segnati nella mia figura, perchè non li ho mai veduti; degli organi laterali egli dà una enumerazione incompleta. Io ho osservato 8 esemplari di Nizza e di Genova; la serie anale e la codale sono ordinariamente di 8 e 8, raramente di 7 e 8.

Scopelus caninianus, Cuv. e Val. (fig. 4).

Le descrizioni di questa specie e della precedente, date da Günther nel suo catalogo, lasciano assai difficilmente vedere quale carattere valga a distinguerle nettamente. È vero che lo *S. Humboldtii* raggiunge dimensioni notevolmente maggiori, ma questa differenza giova soltanto quando si hanno individui a completo sviluppo.

Un carattere molto sicuro è la distanza tra il margine posteriore dell' orbita e il margine posteriore del preopercolo, la quale nello *S. caninianus* è circa $^1/_3$ del diametro oculare e non $^1/_2$, come dice Günther, e nello *Humboldtii* è più della metà. — La distribuzione dei punti lucidi giova anche molto a distinguere facilmente le due specie, e sebbene in questo carattere, come negli altri, vi sia tra esse molta somiglianza, pure, come si vede nella figura, i punti laterali sono diversamente aggruppati e basterebbero da soli a far conoscere la specie.

Di questa specie Leydig non parla; la figura datane da Bonaparte (*Myctophum punctatum*) è piuttosto buona, ma non per la disposizione dei punti lucidi.

Scopelus Coccoi, Cocco (fig. 5).

La disposizione dei punti lucidi è descritta sommariamente da tutti gli autori, che si sono occupati della specie. — Se vi sia un

apparecchio lucido frontale è dubbio; dove si aprono le fosse nasali vi è un cercine largo, che spicca per il suo colore bianco gialliccio negli esemplari conservati nell' alcool; ma soltanto l'esame della struttura può far decidere di qual natura esso sia. Il punto lucido anteriore all' occhio è piccolo e spesso difficilmente visibile; sono molto caratteristici i 4 punti laterali disposti ad arco di cerchio e la numerosa serie post-anale la quale può contare da 10 a 15 punti; la serie anale ne conta 6—7. Talvolta, e più negli individui giovani, le due serie sono pochissimo separate, tanto da formarne quasi una sola, e così infatti è stato rappresentato da Richardson nella sua figura, che per altro è abbastanza fedele. Che cosa abbia voluto intendere Cocco con quei »cinque [punti] argentini al disotto della codale«, non so capire.

Scopelus metopoclampus, Cocco (fig. 6).

Ho osservato 6 esemplari di Messina. I punti lucidi sono piccoli, poco accentuati, e a causa del colore molto oscuro degli individui esaminati, non ho potuto stabilirne con sicurezza la disposizione; può darsi che alcuni punti mi sieno sfuggiti; perciò la figura deve accettarsi con una certa riserva. D'altronde questa specie, per la grossezza del capo e per l'apparato luminoso frontale sviluppatissimo, non può essere confusa con nessun' altra.

Scopelus Rafinesquii, Cocco (fig. 7).

La figura del Leydig differisce alquanto dalla mia; invece di 2 punti lucidi dietro il margine del preopercolo io ne ho sempre veduto uno solo. Sono molto caratteristici i gruppi di punti anali, post-anali e codali; raramente i punti della serie post-anale sono 5 o leggermente spostati. Di questa specie ho osservato una dozzina di esemplari di Messina e uno di Nizza.

Scopelus Gemellari, Cocco (= *Sc. uraeoclampus*, Facciolà) (fig. 8).

Erroneamente dice il Cocco essere in questa specie la disposizione dei punti lucidi la stessa che nella precedente. Vi è certo molta somiglianza tra le due specie, ma è facile vedere che sono caratteristici dello *S. Gemellari* principalmente i 3 punti a triangolo isoscele, che stanno sopra l'intervallo tra la serie anale e la post-anale, e la disposizione dei 4 punti codali, di cui l'ultimo, invece che sulla radice della coda, sta proprio al principio della pinna codale.

La descrizione data da Facciolà si addice perfettamente a tutti gli esemplari che ho osservati; io non ho veduto il punto situato dietro il margine preopercolare, ma è probabile che esista d'ordinario, giacchè il Facciolà lo ha trovato in molti individui; d'altronde esso non ha molta importanza.

Che lo *S. uraeoclampus* (e non già *uracoclampus* come per sbaglio è stato stampato) descritto dal Facciolà sia identico al *Gemellari* di Cocco, mi è stato provato dal confronto di esemplari delle due specie veduti al Museo di Firenze; e il signor Facciolà medesimo, che molto gentilmente mi ha inviato un esemplare tipico della sua specie, mi ha, in una lettera, espresso la quasi convinzione di questa identità.

Scopelus maderensis, Löwe (fig. 9).

Leydig dà una descrizione incompleta della disposizione degli organi lucidi; la differenza notata da lui nel numero degli organi della serie anale, 6 a destra, 1 a sinistra, è un fatto puramente accidentale, al quale non si deve dare altro valore se non quello di una anomalia individuale. Se già non bastasse la spina sopraorbitale ad individualizzare questa specie, la disposizione dei punti lucidi servirebbe da sola mirabilmente allo scopo. Gli organi sono piuttosto piccoli e poco cinti di nero.

È noto che Facciolà descrisse questa specie come nuova sotto il nome di *S. Doderleinii*, e che il Doderlein dimostrò poco tempo dopo che essa era identica al *maderensis* Löwe.

Scopelus crocodilus, Risso (= *Sc. Bonaparti*, Gther ex Cocco) (fig. 10).

Nella descrizione di Cocco la posizione dei punti lucidi è esattamente indicata; sono omessi soltanto i preopercolari, gli opercolari e quello situato sulla linea laterale, alla radice della coda.

Ho osservato molti esemplari di Nizza, di Genova e di Messina della lunghezza dai 6—7 fino ai 30 cm e più. In alcuni ho trovato mancante il punto preopercolare superiore; i punti laterali sono costantissimi in numero e disposizione; variabili gli anali (7—8) e i post-anali (10—12). È questa la sola specie in cui la serie post-anale si spinga fino alla radice della coda.

Scopelus elongatus, Costa (= *Sc. resplendens*, Richardson) (fig. 11).

È stato già espresso il parere che lo *S. resplendens* Richardson ed il *caudispinosus* Johnson fossero identici a questa specie descritta dal Costa.

La difficoltà della identificazione stava principalmente in ciò, che tanto nella figura, quanto nella descrizione date dal Costa, non è fatto cenno delle spinette libere sopra e sotto la radice della coda. — Lo *S. caudispinosus*, Johns. si dovrebbe, a mio parere, lasciare semplicemente da parte, essendo la descrizione originale stata fatta su di un unico esemplare molto sciupato. D'altronde, la differenza di questo con il *resplendens* starebbe principalmente, secondo Günther, nell' assenza, in quest' ultimo, delle spinette codali, mentre nella descrizione del Richardson esse sono chiaramente notate!

Dopo le osservazioni di Steindachner, di Collett, di Vinciguerra, io non posso avere più alcuno dubbio sulla identità del *resplendens* con l'*elongatus*; e sebbene l'esemplare tipico di questo non esista più, e la figura di Costa sia inesatta, pure essa basta al confronto.

La migliore delle figure di questa specie è quella data dal Collett; essa corrisponde perfettamente per la disposizione dei punti lucidi con quello che ho veduto su molti esemplari. — La differenza, che esiste a questo riguardo con la figura di Costa, sta nei punti lucidi lungo la base della dorsale e nel numero dei punti laterali sopracodali che sono 3 nella figura di Costa. Quanto ai punti alla base delle codale che non sono notati nella descrizione di Costa, essi sono del tutto immaginari, come ha fatto notare Vinciguerra; e sono forse stati disegnati nella falsa idea che la serie di macchie chiare, che il Richardson indica nella descrizione e nella figura e che io ho ritrovate su vari esemplari, rappresentassero il posto di punti lucidi caduti.

Per la seconda differenza basta notare che il Collett, riportando una correzione di Storm fatta alla descrizione da lui data del *resplendens*, dice che il gruppo di punti sopracodale può talvolta essere di 3.

Caratteristici della specie sono sopratutto l'organo lucido situato dietro il margine del preopercolo, più grande degli altri e di forma allungata, e la coppia di punti posteriori del gruppo laterale, sotto la linea laterale.

Spiegazione della tavola 7.

Fig.	1.	*Scopelus*	*Rissoi.*	Fig.	7.	*Scopelus*	*Rafinesquii.*
-	2.	-	*Benoiti.*	-	8.	-	*Gemellari.*
-	3.	-	*Humboldtii.*	-	9.	-	*maderensis.*
-	4.	-	*caninianus.*	-	10.	-	*crocodilus.*
-	5.	-	*Coccoi.*	-	11.	-	*elongatus.*
-	6.	-	*metopoclampus.*				

an ano.
a punti lucidi anali.
pa - - post-anali.
c - - codali.
I punti tratteggiati sono i laterali.

Die Antipathiden des Golfes von Neapel.

Vorläufige Mittheilung

von

G. v. Koch.
in Darmstadt.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Die scharf begrenzte Gruppe der Antipathiden ist im Golfe von Neapel durch 5 Arten vertreten, welche sämmtlich der Gattung *Antipathes* Pall., deren weitere Zersplitterung mir unnöthig erscheint, angehören. Die einzelnen Arten lassen sich verhältnismäßig leicht von einander unterscheiden, wie sich aus den folgenden Beschreibungen und Abbildungen ergeben wird; in allen wichtigeren morphologischen und physiologischen Eigenschaften stimmen sie aber in hohem Grade mit einander überein. Diese Übereinstimmung veranlasst mich dazu, den Einzelbeschreibungen eine kurze allgemeinere Darstellung des Baues der von mir untersuchten Arten vorauszuschicken, ohne dabei auf das histologische Detail, die Beziehungen zu Formen von anderen Fundorten und die Litteratur näher einzugehen. Alles dieses hoffe ich später in einer eigenen Monographie, welche auch die nothwendigen Abbildungen bringen soll, ausführlicher zu behandeln. — Es scheint mir hier der geeignete Platz zu sein, im Interesse der Vollständigkeit jener Arbeit an alle Zoologen und die Vorstände von Zoologischen Museen die Bitte um Überlassung von Alkoholmaterial oder von sicher bestimmten Skeletten zu richten. Von ersteren würden eventuell Zweigstücke mit nur einer kleinen Zahl von Polypen schon sehr nützlich sein und auch von letzteren genügen Fragmente.

Die Arten der Gattung *Antipathes* bilden immer Colonien, oft von großer Ausdehnung. Die Weichtheile sind aus Einzelpolypen

zusammengesetzt, welche durch kurze Zwischenstücke, die man als Cönosark zusammenfassen kann, mit einander verbunden werden. Das Skelet ist hornig, baumartig und entsteht als Ausscheidung eines eigenen »Achsenepithels«, das sich wahrscheinlich auf das Basalectoderm des ursprünglich einer fremden Unterlage aufsitzenden ersten Polypen zurückführen lässt (vgl. G. v. Koch, Phylogenie der Antipatharia. in: Morph. Jahrb. 4. Bd. 1877. pag. 74 und eine röhrenförmige Höhlung im Cönosark, die das ganze Skelet umhüllt, auskleidet.

Die Polypen sind von verschiedener, nie aber von bedeutender Größe, ihre Leibeswand geht ohne bestimmte Grenze in das Cönosark über. Die Tentakel, immer in der gleichen Anzahl von 6 vorhanden, stehen in einem Kreis oder in einer Ellipse um die Mundöffnung und haben eine einfach konische Form. Ein einziges Mal fand ich einen mit 2 Spitzen. Die Mundscheibe, nicht scharf gegen die übrige Leibeswand abgesetzt, besitzt in der Mitte eine conische oder subcylindrische Hervorragung, welche die Mundöffnung trägt. Letztere ist spaltförmig oder elliptisch und steht quer zu der Längsachse des Zweiges, dem der betreffende Polyp angehört. Von der Mundöffnung führt das ziemlich kurze Schlundrohr nach dem Innenraum des Polypen. Es ist cylindrisch, häufig aber auch in der Richtung der Mundspalte etwas aus einander gezogen, so dass sein Querschnitt eine Ellipse darstellt, und endigt nach innen mit einem freien Rand. Der Innenraum, »Darmhöhle« der Polypen, wird durch Scheidewände, »Parietes«, welche von der Leibeswand an das Schlundrohr gehen, mehr oder weniger vollständig in eine Anzahl von Kammern getheilt. Die Scheidewände sind sehr verschieden entwickelt. Immer sind diejenigen beiden am meisten ausgedehnt, deren Ebene durch die Skeletachse geht, also senkrecht zur Richtung der Mundspalte steht. Sie tragen echte Filamente und in ihnen entwickeln sich die Fortpflanzungsorgane. Auf diese großen Scheidewände folgen 4 kleinere, zum Unterschied von den anzuführenden noch kleineren als mittlere bezeichnet, die zu je 2 symmetrisch auf den 2 Seiten der beiden großen vertheilt sind, so dass sie mit letzteren zusammen so angeordnet sind, dass zwischen je 2 Scheidewände ein Tentakel zu stehen kommt. An diesen mittleren Parietes scheinen sich nie Geschlechtsorgane zu bilden, auch Filamente fehlen in der Regel ganz, nur bei einigen Exemplaren von *Antipathes gracilis* fanden sich an ihnen Epithelverdickungen des Randes, welche als Rudimente von Filamenten gedeutet werden können. Ähnliches,

wenn auch nur an einzelnen dieser Scheidewände und noch weniger ausgedehnt, zeigte sich bei *A. glaberrima*. Neben diesen 6 schon lange bekannten Parietes giebt es bei allen hier zu besprechenden Arten noch 4 ganz kleine, der Filamente und Geschlechtsorgane vollständig entbehrende (Phylogenie d. Antipath. a. a. O.). Diese sind trotz ihrer Kleinheit immer sicher auf Querschnitten durch den Mundkegel zu sehen, und zwar steht von ihnen je eine in dem Raum zwischen einer großen Paries und einer mittleren. Bei einer

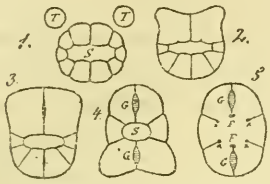


Fig. 1. 5 Schnitte aus einer Serie ein wenig schräg zur Hauptachse eines Polypen von *A. gracilis*: *1.* durch den Mundkegel, alle 10 Parietes deutlich; *2.* etwas tiefer, Tentakel münden in Polypenhöhlung von 2 kleinen Scheidewänden, nur noch Ansatz am Schlundrohr zu sehen; *3.* diese ganz verschwunden; *4.* 2. Paar kleine Parietes ausgefallen; *5.* Schlundrohr zu Ende, an den 4 mittleren Parietes Rudimente von Filamenten ×. — *S* Schlund, *T* Tentakel, *G* Geschlechtsorgane, *F* Filamente. — Schematisirt.

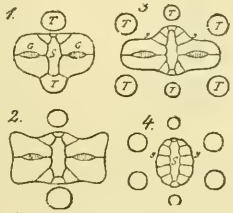


Fig. 2. 4 Schnitte aus einer Serie nahezu senkrecht zur Hauptachse eines Polypen von *Antipathes glaberrima*: *1.* etwas über dem Schlundende am Ursprung der 2 seitlichen Tentakel; *2.* etwas näher dem Mund, die 10 normalen Parietes deutlich; *3.* noch etwas höher, 12 Parietes, *y* die »überzähligen«; *4.* durch den Mundkegel, die 12 Parietes ziemlich gleichmäßig angeordnet. — *S* Schlund, *T* Tentakel, *G* Geschlechtsorgan. — Schematisirt.

Anzahl von Polypen von *Antipathes glaberrima* konnte ich neben den eben beschriebenen Scheidewänden noch zwei weitere nachweisen, die zwischen je einer großen und einer kleinen stehen, aber merkwürdigerweise an allen von mir in Querschnitte zerlegten Exemplaren nur auf eine Seite beschränkt sind (vgl. Fig. 2). Wenn sie symmetrisch aufträten, was bei einzelnen Polypen als sehr wahrscheinlich vorausgesetzt werden kann, so würde die Gesammtzahl der Parietes bei *A. glaberrima* auf 14 steigen. — Die Geschlechtsproducte liegen ähnlich wie bei *Cereanthus* und Actinien unter dem Epithel und sind von einer Fortsetzung der Stützlamelle überzogen, oder wenn man will, in diese eingebettet.

Das Cönosark ist von den Polypen, besonders an den dünnen Zweigen nur schwer abzugrenzen. Es bildet dort kurze Verbindungsröhren, in denen sich ein zweites, durch die Polypenhöhlen sich fortsetzendes Rohr (vgl. Fig. 3), welches durch eine Leiste mit der Außenwand verbunden ist, befindet. Dieses innere Rohr ist vom Achsenepithel (*x*) ausgekleidet und umgiebt das ebenfalls röhrenförmige Skelet. An den dickeren Ästen und am Stamm erscheint

das Cönosark etwas selbständiger, weil hier die Polypen entweder weiter aus einander stehen oder auf langen Strecken ganz fehlen. Es bildet hier einen gleichmäßig dünnen, natürlich aber doppelten Überzug um die dicke Achse. Zu einer ähnlichen Trennung des Darm-Leibesraumes in gesonderte Canäle, wie bei den Gorgoniden, kommt es hier niemals.

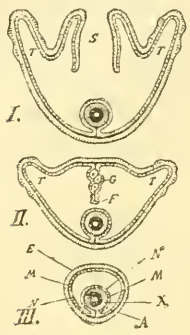


Fig. 3. *I.* Schnitt eines Polypen durch die Hauptachse senkrecht zur Längsrichtung des Zweiges; *II.* Schnitt nahe am Ende eines Polypen; *III.* Schnitt durch das Cönosark. — *S* Schlund, *T* Tentakel, *G* Geschlechtsorgan, *F* Filament, *E* Ectoderm, *M* Stützmembran, *n* Entoderm, *X* Achsenepithel, *A* Achse.

Der histologische Aufbau der Weichtheile ist, wenn man vom Detail absieht, sehr einfach. Das Gerüst und damit die ganze Form von Polypen und Cönosark wird dargestellt durch eine in ihrer Dicke nicht sehr verschiedene Stützlamelle (Mesoderm). Diese wird auf der Außenseite vom Ectoderm überzogen, einem Cylinderepithel, in dem sich leicht Nessel-, Drüsen- und Wimperzellen unterscheiden lassen. Erstere sind am deutlichsten an den Tentakeln zu Gruppen vereinigt und diese erscheinen am lebenden oder gut conservirten Thier als weiße, undurchsichtige Punkte. Die innere Fläche der Polypen und des Cönosarks ist vom Entoderm ausgekleidet, welches ebenfalls aus Cylinderzellen zusammengesetzt ist und Wimpern trägt. Nur an den Filamenten erscheint es etwas verändert. Die Geschlechtsproducte gehen aller Wahrscheinlichkeit nach aus Entodermzellen hervor und bieten nichts von dem bei anderen Korallen Beobachteten Abweichendes. Jede Colonie scheint nur eine Art von Geschlechtsproducten hervorzubringen, für die Einzelpolypen ist dies sicher der Fall, da ich unter mehr als 100 geschnittenen nicht einen fand, der neben Hoden auch Eier oder umgekehrt enthalten hätte. Das Achsenepithel, dessen Lage schon oben geschildert wurde, besteht aus cubischen oder Cylinderzellen, welche bei conservirten Exemplaren meist vom Skelet losgelöst sind.

Das Skelet der Antipathiden bestimmt die Gestalt der Büsche, da die Weichtheile nur einen verhältnismäßig dünnen Überzug desselben darstellen. Es besteht aus einer im Vergleiche zu den nicht ganz unähnlichen Gorgonidenskeletten wenig ausgebreiteten, aber sehr fest mit der Unterlage verwachsenen Fußplatte, die dort, wo ihre Form nicht durch die Gestalt der Ansatzfläche bedingt ist, sich in der Regel halbkugelig abrundet. Von der Fußplatte entspringt

der Stamm von meist beträchtlicher Dicke (bei *A. glaberrima*, *larix* und wohl auch *aenea* fast 1 cm Durchmesser erreichend). Er verästelt sich je nach der Art bald nach und nach, so dass die Äste immer dünner werden und durch fortwährende Theilungen schließlich in Zweige übergehen (*A. glaberrima* etc.), bald theilt er sich nahe am Boden in eine Anzahl ziemlich gleicher Äste, die eine bedeutende Länge erreichen und direct dünne Zweige tragen (*A. larix*). Die Zweige stehen auf den Ästen entweder in einer bestimmten, oft sehr genau eingehaltenen Anordnung und sind sich dann an Länge und Dicke nahezu gleich (*A. larix* und *subpinnata*), oder sie sind unregelmäßig auf den Ästen vertheilt, und dann ist es oft schwer, sie von letzteren zu unterscheiden. Bei allen Formen nimmt die Dicke der Äste und Zweige ziemlich gleichmäßig nach den freien Enden hin ab. Die Dicke der letzteren ist in der Regel nicht sehr verschieden, nur bei *A. aenea* ist sie auffallend größer. Sowohl die Äste als auch die Zweige sind von einem Achsencanal durchbohrt, dessen Durchmesser für jede Art ziemlich constant ist und am Dickenwachsthum des Skelettes nicht theilnimmt. Wie bei den Gorgonien geht nur ein Achsencanal, der primäre, von der Fußplatte durch den Stamm bis zu dessen Ende, jeder Ast oder Zweig hat einen selbständigen Achsencanal, welcher gegen den zunächst älteren hin durch einige oder viele Hornlamellen abgeschlossen ist. Es giebt also hier keine rein dichotomischen Theilungen der Achse. Dadurch ist nicht ausgeschlossen, dass manchmal eine Abzweigung dicker sein kann als der ältere Ast, was auf einer schnelleren Ablagerung von Skeletsubstanz bei jener beruht. Solche Fälle habe ich häufig bei *A. glaberrima* beobachtet. — Die Oberfläche des Skelettes ist bei allen *Antipathes* mit spitzen Dornen bedeckt, welche ursprünglich immer in Reihen angeordnet, und sowohl nach ihrer Größe und Gestalt, wie nach ihrer Entfernung von einander bei den einzelnen Arten sehr charakteristisch sind (vgl. deren Abbildungen bei den Artbeschreibungen). Ihr Verhalten an den Ästen und den Zweigen ist für verschiedene Arten nicht ganz gleich. So behalten sie z. B. bei *A. aenea* ihre Länge und Gestalt bei und auch die Anzahl der Reihen wird nicht viel größer an den Ästen und dem Stamm als an den Zweigen. Ähnlich ist es bei *A. subpinnata*, jedoch werden hier die Dornen an den Ästen ein wenig länger als an den Zweigen und die Anzahl der Reihen wird sehr zahlreich. Dagegen werden bei *A. glaberrima* die Dornen an den Ästen immer kleiner und seltener und verschwinden an den dickeren fast ganz, so dass diese und der Stamm ganz

glatt und glänzend aussehen. — Die Substanz des Skelettes ist sehr fest, hornartig und erscheint aus sehr dünnen, abwechselnd schärfer hervortretenden concentrischen Lamellen zusammengesetzt, die wohl der Ausdruck einer in ihrer Intensität wechselnden Ausscheidung des Achsenepithels sind. Ganz dünne Schichten sind fast farblos, dickere gelblich, und mit weiter zunehmender Dicke geht die Farbe in Hellbraun, Rothbraun und Schwarz über. Die Dichtigkeit der Skeletsubstanz ist nicht bei allen Arten gleich; wo sie am größten ist, sieht die Achse glänzend schwarz aus, dünnere Äste lebhaft braunroth durchscheinend, wo aber mehr poröse mit dichteren Schichten abwechseln, wie bei *A. aenea*, tritt beim Trocknen Luft in die Poren und die Achse bekommt eine Farbe, welche an die von lackirtem Messing erinnert. — Bei der Untersuchung der Achsen auf Dünnschliffen erkennt man, wie auch die Dornen durch Ablagerung neuer Schichten wachsen, und kann leicht nachweisen, dass diese immer bis zum Achsencanal gehen (vgl. Kölliker, Icones Histiologicae, der das Gegentheil angiebt). Eine Vermehrung tritt nur in Folge einer Gabelung (s. ebenda) ein (echte Dichotomie), welcher Process sich öfter wiederholen kann (vgl. Fig. 4). An starken Ästen oder Stammstücken, besonders leicht an solchen von *A. larix*, kann man die basalen Enden älterer Ästchen noch deutlich in der sehr verdickten Skeletsubstanz erkennen und auch sehen, wie die mit eingeschlossenen Dornen in einem weiten Bogen wachsend bis zur Oberfläche des verdickten Skelettheils gelangt sind. — Secundäre Verschmelzungen von Skelettheilen kommen bei den Mittelmeerformen verhältnismäßig nur selten vor, doch habe ich solche bei den meisten Arten beobachtet.

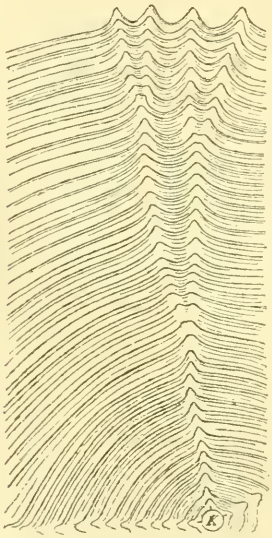


Fig. 4. Querschliff eines dicken Astes von *Antipathes glaberrima*. Von den Lamellen sind nur die am stärksten hervortretenden angedeutet. Vom Achsencanal *K* entspringen 3 Dornen (ein vierter ist nicht mitgezeichnet), von denen der eine sich erst in 2, dann in 4 gabelt. (Camerazeichnung.)

Biologisches. Über Ernährung, Empfindung, Bewegung und geschlechtliche Fortpflanzung der Antipathiden fehlen fast alle Beobachtungen, da diese wegen der Schwierigkeit, die Antipathiden längere Zeit in Aquarien am Leben zu erhalten, ganz vom Zufall

abhängen. Als einzige Thatsache, welche zur Art der Ernährung in Beziehung steht, kann die schon von Lacaze Duthiers beschriebene und auch von mir beobachtete Bewimperung des Ectoderms und Entoderms gelten. An der Außenseite geht die Richtung der durch die Bewegung der Wimpern hervorgerufenen Strömung nach der Mundöffnung hin. Die Strömungen in den Polypenhöhlungen scheinen unregelmäßiger und zum Theil wechselnd; häufig kann man beobachten, dass sie sich über mehrere neben einander liegende Polypen erstrecken. Bewegungserscheinungen habe ich kaum wahrgenommen, obgleich mir Stücke mit sehr contrahirten und solche mit ziemlich ausgedehnten Exemplaren vorgekommen sind. Sie starben meist ab, ehe deutliche Gestaltveränderungen nachzuweisen waren. Man vergleiche hier die Angabe über Polypen mit sehr langen Tentakeln in der Beschreibung von *A. larix* (unten pag. 202). Die Geschlechtsproducte sind bis zu ihrer Reife bekannt, aber weder über die Befruchtung, noch über ihre Weiterentwicklung habe ich etwas in Erfahrung gebracht, selbst jüngere, noch unverzweigte Colonien scheinen noch nicht aufgefunden worden zu sein. — Genaueres lässt sich über die ungeschlechtliche Vermehrung und damit über das Wachsthum der Colonien angeben. Zwar sind darüber aus dem oben angeführten Grund directe Beobachtungen fast ausgeschlossen, aber es lässt sich hier durch vergleichende Untersuchung das Wichtigste ermitteln. Es kommen nämlich bei allen von mir beobachteten Arten ziemlich häufig Äste und Zweige vor, an denen zwischen Polypen von normaler Größe und häufig mit diesen regelmäßig abwechselnd kleinere und, wie eine eingehende Betrachtung ergiebt, jüngere Polypen stehen (Fig. 5). Verfolgt man diese durch alle Entwicklungsstufen, so erkennt man, dass ihre ersten Anfänge röhrenartige Verlängerungen der größeren Polypen nach der Basis des betreffenden Zweiges hin sind, dass dieselben sich dann erweitern, erst 2, dann 4 und zuletzt 6 Tentakel hervorstülpen, während dieser Zeit die großen Scheidewände und das Schlundrohr anlegen und schließlich nach ihrer ganzen Einrichtung zu normalen Polypen werden. Erst wenn sie auch letztere an Größe erreichen und oft,

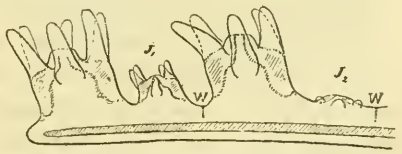


Fig. 5. Zweigspitze von *Antipathes aenea*, durchscheinend gezeichnet. Es sind 2 ausgewachsene Polypen und 2 aus diesen hervorgegangene Knospen zu sehen, von denen J_1 schon größer, J_2 noch sehr klein ist. Zwischen den Polypen und den zugehörigen Knospen haben sich noch keine Wände gebildet, dagegen sieht man solche (W) die Bezirke der Polypen + Knospe von einander trennen.

nachdem sie schon selbst wieder einen jungen Polypen aus sich haben hervorgehen lassen, bilden sich zwischen ihnen und den Mutterpolypen die oben beschriebenen Wände (*W*). Es ist klar, dass bei dieser Art der Vermehrung, die als Stolonenknospung (vgl. G. v. Koch: Ungeschlechtliche Vermehrung einiger palaeozoischer Corallen. in: Paläontographica 29. Bd. 1883 pag. 235) zu bezeichnen ist, die Mutterpolypen sich immer weiter von der Basis der Zweige entfernen müssen[1]. (Vergleiche darüber: G. v. Koch, Untersuchung über das Wachsthum von *Antipathes*. in: Festschrift der technischen Hochschule zu Darmstadt 1886, pag. 7, Taf. 3.)

Das Vorkommen der Antipathiden scheint auf größere Tiefen, selten weniger als 100 m, beschränkt zu sein. Die in die Zoologische Station gelangenden Exemplare werden zufällig von den Palangresari an Angelschnüren hängend gefunden und müssen sehr vorsichtig behandelt werden, wenn sie lebend ankommen sollen.

Beschreibung der Arten.

Antipathes glaberrima Esper[2].

Ich stelle diese, als schwarze Koralle bekannte Art voran, weil sie mir hinsichtlich des Baues der Polypen als die am wenigsten rückgebildete erscheint und von den anzuführenden Arten wohl der Ausgangsform der ganzen Gruppe am nächsten steht. Die Größe und der Habitus ganzer, unbeschädigter Kolonien ist mir nicht aus Anschauung bekannt, da ich nur einmal einen Stamm mit Ansatzplatte, dem aber alle Äste abgebrochen waren, zu sehen bekam und sonst nur Äste von verschiedener Länge und Dicke. Frisch und in Alkohol conservirt standen mir nur dünne Äste und Zweige zu Gebote. Die Verzweigung der Äste ist außerordentlich reich und die letzten Zweige sind sehr zart und im frischen Zustand sehr biegsam. So lange sie feucht sind, ist ihre Farbe orange und wohl wegen der Dichtigkeit ihrer Substanz sind sie unter allen Antipathiden am meisten durchscheinend. Die Länge der Endzweige ist sehr verschieden, aber nicht gerade sehr bedeutend, ihre Dicke beträgt in der Nähe der Spitze gemessen kaum 0,1 mm und bleibt bis zum

[1] Diese Art der Vermehrung schließt sich am nächsten an die bei einigen Actinien beobachtete an. Vgl. A. Andres, Intorno alla scissiparità delle attinie. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 3. Bd. 1881. pag. 124. Taf. 7.

[2] Esper, Die Pflanzenthiere in Abbildungen nach der Natur. 2. Theil. pag. 164. *Antipathes* Taf. 9.

ersten Verzweigungspunkt meist unter 2 mm. Dabei hat der Achsencanal einen Durchmesser von 0,04—0,06 mm. Die Dornen, deren Höhe 0,04 mm nur selten erreicht, sind mit der Spitze ein wenig nach der Basis der Zweige zu geneigt, und ihre Anzahl ist verhältnismäßig gering. Normal bilden sie wie bei den verwandten Formen Längsreihen, innerhalb deren sie 0,5—0,8 mm von einander entfernt stehen und von denen nur wenige (4—5) vorhanden sind. An manchen Stellen dagegen finden sich Gruppen von mehreren unregelmäßig gestellten Dornen, unter denen man gewöhnlich einige in Theilung begriffen findet. Die dickeren Zweige sind etwas starrer und in der Regel in Form eines Kreisabschnittes gebogen. Bis zur Dicke eines Millimeter sind sie im frischen Zustand noch deutlich rothbraun durchscheinend, die Dornen werden schon bei Zweigen von 0,5 mm Dicke an relativ seltener, da eine große Zahl von ihnen durch neuere Verdickungsschichten überwachsen wird. Ihre Stellung wird wegen der vielen Theilungen (vgl. oben pag. 192), die für sie gerade hier charakteristisch sind, oft recht unregelmäßig. Die Äste und der Stamm (von letzterem Theil liegt mir ein Exemplar von fast 1 cm Durchmesser vor) sind bis auf einige Stellen, wo noch kleine Gruppen von Dornen stehen, ganz glatt und wie auch die Oberfläche der Zweige so lebhaft glänzend, dass sie hierin nur von wenigen organischen Körpern erreicht und desshalb zu Schmucksachen (Broschen etc.) verwendet werden. Die Fußplatte ist nicht groß, 4—5 cm im Durchmesser und bildet einen niedrigen Kegel. Mit ihrer Unterlage ist sie so fest verschmolzen und dringt so weit in alle Vertiefungen derselben ein, dass man leichter von ihr ein Stück mit abreißen, als sie von der Fußplatte trennen kann. Die Polypen stehen an den Ästen und an den dickeren Zweigen, höchst wahrscheinlich auch am Stamm, ziemlich unregelmäßig. An den dünneren Zweigen dagegen (Fig. 6) sind sie regelmäßiger angeordnet, indem

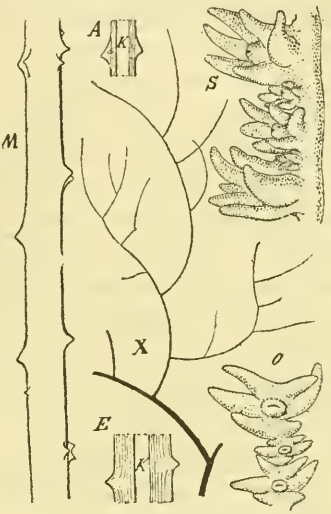


Fig. 6. *Antipathes glaberrima*. *A* Ende, *M* Mittelstück, *E* Basis eines Zweiges, *A* u. *E* optischer Durchschnitt, *K* Achsencanal, *S* Polypen u. Knospen von der Seite, *O* solche von oben, *X* dünnes Aststück mit Verzweigung. *A*, *M*, *E* Vergrößerung 3fach, *S* u. *O* Vergr. 4fach, *X* Vergr. ½fach.

sie da in einfacher Reihe, mit der Mundseite alle nach derselben Seite gekehrt, dem röhrenförmigen Cönosark aufsitzen, und zwar so dicht, dass trotz ihrer relativen Größe auf 10 cm Zweiglänge 54—66 Polypen zu stehen kommen. Ihre Größe ist, wie eben gesagt, ziemlich bedeutend (an Alkoholexemplaren gemessen: Länge ca. 2 mm, Breite ohne Tentakel ca. 1,5 mm, Höhe von Mund bis Achse ca. 2,5 mm) und steht nur wenig hinter der der Polypen von *A. aenea* (vgl. unten) zurück. An solchen Zweigen, welche in lebhaftem Wachsthum begriffen sind, findet man häufig größere (ältere) und kleinere (jüngere) Polypen mit einander abwechselnd, häufig auch alterniren 3 verschiedene Größen (Fig. 6); dieses Vorkommen ist auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung (vgl. oben pag. 193) zurückzuführen. Die Farbe der Weichtheile ist fleischroth bis rosenroth, und so bietet ein lebender Busch mit den durchscheinenden braunrothen Zweigen und den farbigen Polypen, welche zart punktirt und zwischen diesen Punkten durchsichtig sind, einen hübschen Anblick. — Der innere Bau stimmt im Großen und Ganzen mit dem der Gattungsverwandten überein, jedoch fand ich fast bei der Hälfte der genauer untersuchten Exemplare eine merkwürdige Abweichung hinsichtlich der Zahl der Parietes. Von diesen waren nämlich, statt wie gewöhnlich in jeder Hälfte 4 kleinere, hier in der einen 4, in der anderen Hälfte aber 6 kleinere Scheidewände vorhanden, also mit den großen zusammen 12. Außerdem wurden an 1 oder 2 der mittleren Scheidewände Rudimente von Filamenten bemerkt (vgl. oben pag. 189).

Der Fundort, natürlich nur für die nächste Umgebung von Neapel, ist in der Nähe von Capri. Von dort erhielt die Zoologische Station im Laufe von 15 Jahren ein einziges lebendes Exemplar. Skeletstücke werden fast zu jeder Zeit dem Fremden auf Capri, besonders an der Landungsstelle, angeboten. Als Schmucksachen, namentlich in Silber gefasst, nehmen sie sich sehr gut aus, jedoch scheinen die Äste in letzter Zeit nur noch selten verarbeitet zu werden.

Antipathes gracilis n. sp.

Diese Art scheint ziemlich selten im Golf von Neapel vorzukommen, denn es wurde mir einmal ein Aststück, aber dieses glücklicherweise lebend, nach der Zoologischen Station gebracht und mir zur Untersuchung überlassen. Trotzdem ich weder das Aussehen eines ganzen Stockes kenne, noch mir eine eingehendere Vergleichung mit den schon beschriebenen Arten möglich war, habe ich einen

neuen Namen angewendet. Er mag so lange bestehen bleiben, bis es Jemand gelingt, alle die vorhandenen Namen und Beschreibungen auf die wirklich existirenden Formen zu übertragen, resp. mit ihnen in Zusammenhang zu bringen.

Das Skelett des mir vorliegenden Aststückes ist an seinem basalen Ende nur 0,4 mm dick, bei einer Länge von 15 cm. Von dem basalen Theil dieses Stückes gehen Zweige ab, welche bei derselben oder auch etwas geringeren Dicke zum Theil noch einige Centimeter länger sind als das vorerwähnte Stück. Die Verzweigungen sind wohl ziemlich reich, die jüngsten Zweige gehen aber nie sehr nahe an der Spitze der älteren ab, und die Art bekommt dadurch ein eigenthümlich zartes Aussehen, welches mich dazu veranlasste, für sie die Bezeichnung *gracilis* anzuwenden. Das Material der Achse ist ziemlich zähe und sehr fest, ähnlich wie bei derjenigen von *glaberrima*, und desshalb sind die Zweige wie dort sehr durchscheinend und hellgelb bis orangeroth gefärbt. Der Achsencanal hat einen Durchmesser von 0,05 mm, ein Zweig von ca. 10 cm Länge ist an seiner Spitze 0,08 mm, in der Nähe seiner Basis nicht ganz 0,3 mm dick. Die Dornen bilden schon am dünneren Theil der Zweige 4—5 Reihen, an dem dicksten Theil des ganzen Aststückes fand ich 7 neben einander vor. Die Gestalt der Dornen ist conisch, meist weniger zugespitzt als bei den übrigen Arten, dabei ist aber die Basis ziemlich schmal und die Höhe verhältnismäßig bedeutend (0,05 mm an der Zweigspitze und bis 0,1 mm an der Basis). Diese tritt desshalb besonders hervor, weil die Achsen der Dornen fast senkrecht auf der Zweigachse stehen (Fig. 7). Die Entfernung von je 2 benachbarten Dornen in einer Reihe beträgt ungefähr 0,4 mm; Zwischenräume von 0,6 mm und mehr sind als Ausnahme anzusehen. Theilungen der Dornen, welche bei *glaberrima* so häufig sind, dass sie oft deren regelmäßige Anordnung aufheben, kommen

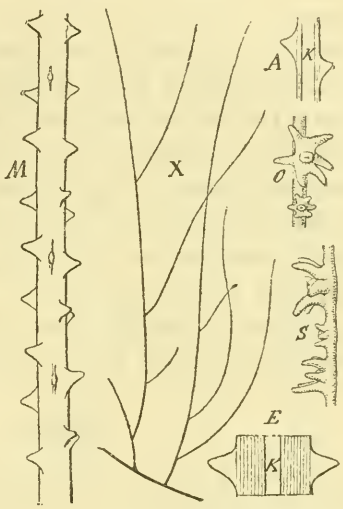


Fig. 7. *Antipathes gracilis*. *A* Achse nahe der Spitze, *M* aus der Mitte eines Zweiges, *E* vom basalen Ende desselben, *K* Achsencanal, *X* Aststückchen mit mehreren verästelten Zweigen, *O* alter und junger Polyp von oben, *S* 3 verschieden alte Polypen von der Seite. Vergrößerung wie in Fig. 6.

bei *gracilis* nur selten vor und dann ziemlich regelmäßig in einer Reihe, so dass diese dadurch verdoppelt wird.

Die Weichtheile zeigen bei dem vorliegenden Exemplar in Alkohol eine weißliche Färbung, und ich glaube, dass sie im Leben durchscheinend und wie die meisten anderen Arten fast farblos gewesen sind, da eine deutlichere Färbung im lebenden Zustand wohl bemerkt worden und mir Mittheilung darüber zugegangen wäre.

Die Polypen, wie bei der vorigen Art häufig größere und kleinere alternirend, sind kaum halb so groß wie bei jener, aber die Länge (in der Längsrichtung der Achse) ist relativ etwas bedeutender. Desshalb erscheinen sie auch viel weitläufiger gestellt (Fig. 7), trotzdem 60 bis 80 Stück auf 10 cm Zweiglänge Platz finden. Die Gestalt der Einzelpolypen bietet kaum etwas Auffallendes. Hinsichtlich des inneren Baues habe ich zu bemerken, dass die 4 secundären Parietes direct hinter dem Schlundende häufig mit Anfängen, oder wohl richtiger gesagt, mit Rudimenten von Filamenten in Gestalt wulstförmiger Epithelverdickungen an ihrem freien Rand versehen sind (vgl. oben pag. 189). Die sämmtlichen untersuchten Polypen enthielten nur Hodenkapseln, die ganze Colonie scheint also männlich gewesen zu sein.

Nähere Auskunft über Lebensweise, Vorkommen und Verbreitung kann ich aus dem oben angeführten Grunde nicht geben.

Antipathes subpinnata Ellis.

Ellis & Solander, Hist. of Zoophytes, pag. 101. Taf. 19. Lacaze-Duthiers, Mémoire sur les Antipathaires. in: Ann. Sc. N. (5.) Tome 4. 1865. pag. 17. Taf. 1—4.

Von allen im Golf von Neapel vorkommenden Arten unterscheidet sich *subpinnata* durch die starke Verästelung und die Masse von Dornen. Die Zartheit der Äste erinnert dagegen an *gracilis*, und dies mag wohl ein Grund sein, wesshalb ich nie ganz unverletzte Büsche erhielt. Der stärkste Ast, der in meine Hände gekommen ist, besitzt nur eine Dicke von 2,5 mm; ich halte es für wahrscheinlich, dass diese Art überhaupt nicht die Dimensionen erreicht, wie *glaberrima*, *larix* und *aenea*. Eine echte Ansatzplatte kann ich nicht beschreiben, dagegen liegt mir ein auf Kalkalgen aufgewachsenes Skelet von 25 cm Höhe vor, welches augenscheinlich nur einen Theil einer Colonie repräsentirt, aber 2 selbständige Fußplatten ausgeschieden hat. Diese überziehen ihre Unterlage und einige auf dieser sitzende Wurmschalen und haben ganz den gelb-

lichen pelzähnlichen Überzug von dicht gestellten Dornen wie die dicken Äste. Die Stellung der dünneren Äste an den dickeren ist scheinbar ziemlich unregelmäßig, wenn sich auch nicht selten erkennen lässt, dass die ersteren ursprünglich in Reihen gestellt waren, die aber durch den Ausfall vieler Nebenästchen große Lücken aufweisen. Die Zweige bilden auf den Ästen in der Regel 2 genau einander gegenüberstehende Reihen, welche bei normaler Entwickelung gegenseitig mit einander alterniren. Diese doppelte Fiederstellung wird nicht selten zur einfachen durch den Ausfall der Zweige auf einer Seite, welche meist die concave ist. Solches findet sich am häufigsten an den dünnsten Zweigen (Fig 8). Das Material des Skelettes ist dicht, und desshalb sind auch noch Äste von 2 mm Dicke deutlich durchscheinend, nur bei auffallendem Licht oder getrocknet schwarz. Die Dornen sind sehr zahlreich, schon an den Zweigen in 7—10 Reihen, innerhalb deren der Abstand zweier benachbarter kaum 0,2 mm beträgt, an den Ästen bilden sie einen förmlichen Pelz. Ganz nahe an der Spitze besitzen die Dornen nur eine Höhe von ca. 0,04 mm und sitzen mit breiter Basis auf. Nur wenige Millimeter weiter in der Richtung zur Basis sind sie aber schon 0,1 mm hoch, sehr schlank, mit scharfer Spitze und stark nach der Zweigspitze hin geneigt. An stärkeren Zweigen nimmt die Anzahl der Reihen weiter zu und die Dornen werden bis 0,15 mm hoch. Der Achsencanal ist dünn, wie bei *gracilis*, sein Durchmesser beträgt ca. 0,05 mm[1]. Die Weichtheile besitzen eine weißlich-graue Färbung, die bei der Contraction etwas ins Röthliche geht und beim Einlegen in Alkohol rasch verschwindet. Die Polypen stehen sehr

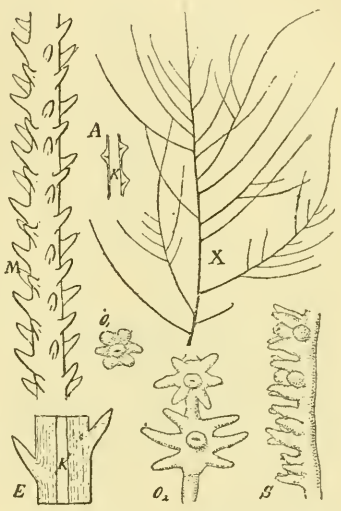


Fig. 8. *Antipathes subpinnata*. *A* Achse in der Nähe der Spitze, *M* aus der Mitte. *E* vom basalen Ende eines Zweiges, *X* Ästchen mit Zweigen, O_1 ein stark eingezogener, O_2 2 ziemlich ausgestreckte Polypen von oben, *S* einige Polypen von der Seite. Vergrößerung wie in Fig. 6.

[1] Lacaze-Duthiers hat a. a. O. Abbildungen der Zweigspitzen von *A. subpinnata* und *larix* gegeben, über die ich bemerken muss, dass sie nicht ganz charakteristisch sind. Doch kann ich hier nicht näher auf diese Sache eingehen, weil die Zweigspitzen der *Antipathes*-Arten überhaupt je nach der Schnelligkeit des Wachsthums recht verschieden aussehen können.

dicht, ca. 70—80 auf 10 cm Zweiglänge, dabei sind sie jedoch merklich größer als die von *gracilis*, indem ihre Höhe (Achse bis Mund) häufig 1 mm überschreitet, und erscheinen daher etwas an einander gedrängt. Die Anordnung an den Zweigen ist von den älteren und jüngeren Polypen bis zu Knospen mit 4, 2 oder gar keinem Tentakel herab oft außerordentlich regelmäßig; ich verweise hierüber auf die von mir früher gegebene Beschreibung und Abbildung[1]. Die Gestalt und der Umfang der Polypen ändert sich sehr nach dem verschiedenen Grad der Contraction, und ich habe desshalb Individuen von 2 verschieden conservirten Büschen abgebildet. Der einzelne von der Mundseite gesehene Polyp ähnelt sehr dem von Lacaze Duthiers a. a. O. auf Taf. 1 dargestellten. So eingezogen wie an den Ästen auf Fig. 2 derselben Tafel habe ich nie die Polypen einer Antipathide gesehen. Es scheinen hier die Tentakel ganz eingezogen, vielleicht auch in den Ösophagus eingestülpt zu sein. — Der innere Bau der Polypen stimmt ganz mit der früher (Phylog. d. Antipatharia) für *A. larix* gegebenen Beschreibung überein. Ich fand regelmäßig 10 Parietes und habe bis jetzt außer an den beiden größten keine Andeutung von Filamenten gesehen.

Über die Verbreitung dieser Art kann ich aus eigener Erfahrung nur angeben, dass 2 Exemplare zu verschiedener Zeit bei Capri und zwar das eine aus einer Tiefe von 70 m gefischt wurden. Von den übrigen mir vorliegenden Stücken, darunter auch der oben beschriebene Busch mit 2 secundären Ansatzplatten, fehlen mir alle specielleren Notizen, nur dass sie dem Golf von Neapel entstammen, ist ziemlich sicher.

Antipathes larix Esper.

Der Stamm ist entweder ganz einfach oder er spaltet sich schon sehr bald in eine kleine Anzahl ziemlich gleichmäßig entwickelter Äste. Diese erreichen eine Dicke bis zu 8 mm (ein Fragment eines sehr alten Busches 1 cm) und vor Allem eine ganz bedeutende Länge, so dass die Höhe eines ganzen Busches mehr als 2 Meter betragen kann. Wie schlank dabei oft die Äste bleiben, zeigt ein mir vorliegendes Stück, das an seinem basalen Ende nur 2 mm Durchmesser hat, aber bis zur Spitze 1,20 Meter lang und frei von aller weiteren

[1] G. v. Koch, Wachsthum von *Antipathes*. in: Festschrift etc. 1887. Einleitung. Figg. 1, 9—11, 16—19. Dort finden sich auch charakteristische Abbildungen des Skelettes auf verschiedenen Altersstufen.

Verästelung ist. Wie dieser allerdings besonders schlanke Ast, sind auch die übrigen meist ungetheilt bis zur Spitze und gleichmäßig mit dünnen 5—8 cm langen Zweigen besetzt. Letztere sind an der Basis etwas kürzer, nehmen dann bis zur Mitte an Länge zu und werden erst eine Strecke von der Spitze wieder kürzer. Ihre Anordnung ist sehr regelmäßig. Sie bilden 4—8 Längsreihen (Fig. 9), die oft etwas spiralig gestellt sind. In den einzelnen Reihen beträgt der Abstand der Zweige von einander 3—4 mm, wo ein Mehrfaches dieser Zahl vorkommt, muss man den Ausfall eines oder mehrerer Zweige vermuthen. Neben den vollständig ausgebildeten Reihen giebt es auch unvollständige, welche ziemlich regelmäßig zwischen 2 vollständige eingeordnet sind, aber nur aus einer geringeren Anzahl von Zweigen bestehen. Beim Vergleich mit ihren Nachbarreihen und aus den nicht seltenen Stellen, wo der Abstand der gleiche wie in diesen ist, kann man leicht erkennen, dass bei ihrer Vertheilung dasselbe Maß zu Grunde liegt, wie an den normalen Reihen. Die Dornen sind auf den Zweigen klein, etwas nach der Spitze zu gekrümmt, kaum 0,04 mm hoch und viel weniger zahlreich, als bei *subpinnata*. Es sind durchschnittlich 4—6 Reihen vorhanden, in denen die einzelnen ca. 0,3 mm von einander entfernt sind. Auf den dünneren Theilen der Äste sind die Reihen vermehrt, aber noch ziemlich regelmäßig angeordnet, an den dickeren, sowie am Stamm dagegen fallen sie stellenweise ganz fort, während sie an anderen Orten ganz gehäuft vorkommen, so dass man nur noch selten die ursprüngliche Regelmäßigkeit in der Anordnung wieder erkennen kann. Die Basalplatte ist in der Regel klein, bei einem mir vorliegenden sehr regelmäßigen und einfachen Stamm fast genau halbkugelförmig und scharf vom Stamm abgesetzt, bei einem anderen größeren ist sie fast conisch. Der Achsencanal hat ungefähr 0,06 mm im Durchmesser. Als nicht gerade seltene Abweichung vom normalen Bau des Skelettes ist die

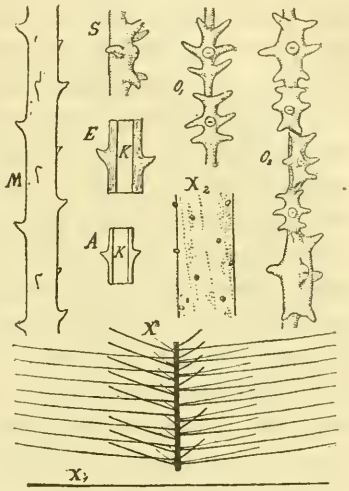


Fig. 9. *Antipathes larix*. *A* Achse nahe der Spitze, *M* aus der Mitte, *E* vom Ende eines Zweiges, *K* Achsencanal, *X* Aststück mit den Zweigen in genauer Anordnung, X_1 ein sehr langer Zweig, X_2 ein dickes Aststück mit Anordnung der Zweige und Dornen, 6mal vergrößert, *S* ein Polyp von der Seite, O_1 und O_2 verschieden ausgestreckte Polypen von oben. Vergrößerung wie in Fig. 6.

Eigenschaft einzelner Zweige, secundäre Zweige zu entwickeln, hervorzuheben. Diese letzteren bleiben zwar immer klein und kurz, sind aber ganz so auf den primären Zweigen angeordnet, wie diese auf den Ästen. Die Farbe des Skelettes ist ein glänzendes Schwarz, ähnlich wie bei *glaberrima*, welches besonders an den Stellen sehr schön auftritt, wo die Dornen ziemlich weit aus einander stehen. Die Zweige erscheinen wegen ihrer Dünne wie bei den vorhergehenden Arten durchscheinend gelbbraun. — Die Weichtheile sind farblos, zart und durchsichtig, wie bei den Verwandten, contrahirte oder von vorn herein dickere und dichtere Theile, wie die Filamente, die Eier etc., sehen vor schwarzem Hintergrund weiß aus. Die Polypen sind verhältnismäßig lang (in der Richtung der Zweige), dabei aber schmal und niedrig, auf 10 cm Zweiglänge kommen 36—42 Polypen, nur bei starkem Wachsthum und reicher Knospenbildung einige mehr. Ihre Form bietet keine auffallenden Abweichungen von denen der anderen Arten, und möchte ich hier nur noch angeben, dass ich im April 1888 einen frischen aber schon todten Busch erhielt, dessen Polypen ca. 3 mm lange, schlaffe Tentakel besaßen. Ob sich letztere auch im Leben so weit ausdehnen können, vermag ich nicht zu beurtheilen, denn ich habe weder bei Individuen der vorliegenden Art noch bei irgend einer anderen während des Lebens beobachteten etwas Ähnliches bemerkt. Über den inneren Bau habe ich meiner früheren Beschreibung dieser Art (s. dort) nichts Wesentliches zuzufügen. Über die Art der Knospung habe ich genauere Untersuchungen angestellt, sie bestätigen das in der Einleitung (vgl. oben pag. 193) über diesen Gegenstand Bemerkte (vgl. auch *A. subpinnata*).

Antipathes larix scheint im Golf von Neapel am häufigsten von allen Verwandten vorzukommen. Große Stammstücke findet man auch in alten Sammlungen nicht selten. Die meisten Exemplare, welche nach der Zoologischen Station kommen, werden in der Nähe von Capri zufällig mit der Angel heraufgebracht.

Antipathes aenea n. sp.

Ich habe lange gezaudert, ob ich *A. scoparia* oder *A. dichotoma* als Überschrift setzen soll, denn in den Beschreibungen dieser beiden Arten von verschiedenen Autoren findet sich Vieles, was auf die mir vorliegende Form passt. Aber einerseits schien es mir nicht unbedenklich, diese beiden Arten, von denen mir typische Exemplare nicht vorliegen, einfach zu vereinigen, andererseits fand ich in deren

Beschreibungen auch Einzelheiten, welche sich nicht genau auf meine Exemplare anwenden ließen. Schließlich griff ich zu dem unschuldigsten, wenn auch etwas odiosen Mittel, eine neue Art zu creiren, welche ich nach dem eigenthümlichen Aussehen des Skelettes als *aenea* bezeichne. Hoffentlich gelingt es mir, für eine spätere, eingehendere Monographie das nöthige Material zu erhalten, um den neuen Namen wieder hinauswerfen und einen älteren an seine Stelle setzen zu können.

Das Skelet von *aenea* bildet ziemlich dichte, bis 1 Meter hohe und fast eben so breite Büsche. Die Fußplatte ist bei den mir vorliegenden Exemplaren wenig ausgebreitet, knollen- oder zwiebelförmig und fest auf Kalkalgen angewachsen. Der Stamm, bis $^1/_2$ cm Durchmesser erreichend, ist Anfangs ziemlich gerade, zertheilt sich bald in wenig dünnere Äste, die meistens aus bogenförmigen Stücken zusammengesetzt sind und sich zwar ziemlich unregelmäßig weiter verästeln, im Ganzen aber doch die Gestalt eines Fächers annehmen.

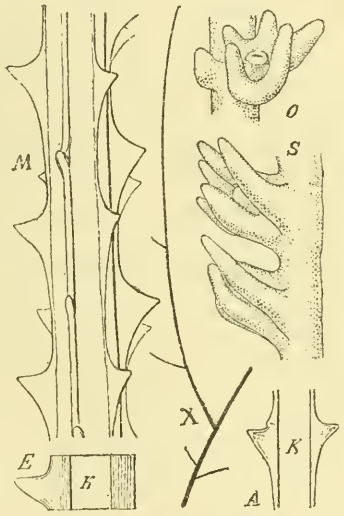


Fig. 10. *Antipathes aenea*. *A* Ende, *M* Mitte, *E* Basis eines Zweiges, *K* Achsencanal, *O* Polyp von der Mundseite, *S* 2 Polypen von der Seite gezeichnet, *X* Aststückchen mit einem vollständigen Zweig. Vergrößerung wie in Fig. 6.

Die Zweige, von den dünneren Ästen nur willkürlich zu scheiden, stehen in der Regel in einer Reihe auf der convexen Seite der Äste, einzelne auch auf der concaven, wenige ganz unregelmäßig. An den freien Enden der Äste sind die Zweige lang, und es sitzen an ihnen nur einzelne, ganz kurze secundäre Zweige. An manchen dichteren Stellen eines Busches dagegen sind sie kleiner und mehr verästelt. Nicht selten kommt es vor, dass Zweige und dünnere Äste mit einander verschmelzen. Die Dicke der Zweige ist viel beträchtlicher als bei den anderen Arten. Sie beträgt an der Spitze schon 0,1 bis 0,15 mm, so dass bei der bedeutenden Länge vieler Zweige (manche sind 20 cm lang und besitzen nur hier und da einen 5 mm langen Seitenspross) diese ein sehr schlankes Aussehen besitzen. Die Dornen stehen nur in 4—6 Reihen 0,6—0,7 mm von einander entfernt und haben eine Höhe von 0,1 bis nahezu 0,2 mm,

sind spitz, etwas nach der Zweigspitze zu geneigt und Anfangs mit sehr verbreiterter Basis versehen. An den Basalenden der Zweige und an den Ästen sind sie schärfer abgesetzt, aber sowohl hier wie am Stamm im Gegensatz zu den meisten anderen Arten in Reihen geordnet, die wegen ihrer geringen Anzahl über 1 mm weit aus einander treten. Man kann sie desshalb leicht auf weite Strecken verfolgen und dann eine spiralige Anordnung constatiren. Der Achsencanal besitzt einen Durchmesser von mehr als 0,1 mm Durchmesser. Die Substanz des Skelettes ist etwas weniger dicht, als das der vorher beschriebenen Arten, und daher lässt sich sowohl die erzähnliche Färbung des trockenen Skelettes, als auch der eigenthümliche, an die sogenannten Tigeraugen vom Cap erinnernde Glanz erklären. Die Weichtheile sind weißlich, die Polypen noch größer als die von *glaberrima*, so dass auf ein Aststück von 10 cm Länge nur 30—35 kommen. In ihrer Anatomie bieten sie nichts Bemerkenswerthes. — Über die genaueren Wohnplätze dieser Art innerhalb des Golfes von Neapel habe ich keine Notizen zur Hand. Ihr Vorkommen scheint ein, wenn auch nicht häufiges, so doch ziemlich regelmäßiges zu sein.

Darmstadt, Ostern 1889.

Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden.

Von

Benedict Friedlaender

in Berlin.

Mit Tafel 8.

Über die Deutung der unter dem Namen Neuralcanäle, riesige Röhrenfasern, Neurochorde etc. in der Anneliden-Litteratur bekannten Gebilde herrscht noch immer eine große Meinungsverschiedenheit. Da möglicher-, ja wahrscheinlicherweise ähnliche Organe bei anderen Thierclassen[1] mit denen der Anneliden vergleichbar sind, so ist anzunehmen, dass die Sache eine allgemeinere Bedeutung besitzt, und dass es vielleicht durch eine vergleichende Untersuchung gelingen wird, der Lösung des Problems näher zu kommen. Dieses wäre aber um so wünschenswerther, als die Frage nach Structur und Bedeutung der Neurochorde, wie mir scheint, eng mit den verschiedenen Ansichten über die feinere Structur des Nervensystems der Wirbellosen überhaupt zusammenhängt.

Die im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen hierüber wurden in der Zoologischen Station zu Neapel im Winter 1888/89 angestellt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Königlich Preußischen Cultusministerium für Überlassung eines Arbeitsplatzes daselbst meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

[1] Erst nach Abschluss dieser Arbeit erhielt ich die Schrift von Retzius (2). Die Priorität, die markhaltigen Fasern der Krebse entdeckt resp. wieder entdeckt zu haben, gebührt demnach Retzius, nicht mir; jedoch waren Text und Zeichnungen vorliegender Arbeit bereits nahezu fertig, als ich jene Schrift erhielt.

In Bezug auf die Litteratur speciell über Neurochorde verweise ich auf die von Spengel und Eisig aufgestellten Listen[1]; seitdem neu hinzugekommen sind, so weit mir bekannt, Mittheilungen von Eduard Meyer, H. Eisig, E. Rohde, B. Friedlaender (1) und Hatschek. Ein Verzeichnis der außerdem hauptsächlich benutzten Litteratur folgt hier.

Litteraturverzeichnis.

Ein * vor dem Titel bedeutet, dass mir die Schrift nicht zur Einsicht vorgelegen hat. Ausführliche Litteraturnachweise enthalten namentlich die Arbeiten von Eisig und Nansen.

Ambronn. Pleochroismus gefärbter Zellmembranen und über das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. in: Ber. D. Botan. Ges. 6. Bd. 1888. pag. 85 und pag. 226.

Biedermann. Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen in dem quergestreiften Muskel der Wirbellosen. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 96. Bd. 3. Abth. 1887. pag. 8.

Boll. Zersetzungsbilder markhaltiger Nervenfasern. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1877. pag. 288. Fig. 12, 13, 14.

Boveri. Beiträge zur Kenntnis der Nervenfasern. in: Sitz. Ber. Akad. München 15. Bd. 1885. pag. 423.

Claparède. Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. in: Zeit. Wiss. Z. 19. Bd. 1868. pag. 563.

v. Ebner. Untersuchungen über die Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig, Engelmann. 1882.

*Ehrenberg. Structur des Seelenorgans. Berlin 1836.

Eisig. Monographie der Capitelliden. in: Fauna Flora Golf Neapel 16. Monogr. 1887.

Ewald & Kühne. Über einen neuen Bestandtheil des Nervensystems. in: Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg 1. Bd. 1877.

*Fleischl. Über die Beschaffenheit des Achsencylinders. in: Beitr. Anat. Phys. Festgabe für C. Ludwig. Leipzig 1875.

Freud. Über den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 85. Bd. Abth. 3. 1881. pag. 9—46. 1. Theil.

Friedlaender. **1.** Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von *Lumbricus*. in: Zeit. Wiss. Z. 47. Bd. 1888. pag. 47.

—— **2.** Über das Kriechen der Regenwürmer. in: Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888. p. 363.

Fritsch. Über einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius*. in: Arch. Mikr. Anat. 27. Bd. 1886. pag. 13.

Frommann. Querstreifung des Achsencylinders. in: Arch. Path. Anat. 31. Bd. 1864. pag. 151.

Haeckel, Gewebe des Flusskrebses. in: Arch. Anat. Phys. 1857. pag. 469.

[1] Nachzutragen ist: Grassi, I Chetognati. in: Fauna Flora Golf Neapel 5. Monogr. pag. 54.

Haller, Über die sogenannte Leydig'sche Punktsubstanz. in: Morph. Jahrb. 12. Bd. pag. 325.

*Hannover, Recherches microscopiques sur le système nerveux. 1844.

Hatschek. Lehrbuch der Zoologie. Jena, Fischer. 1888. pag. 136.

*Helmholtz. De fabrica systematis nervosi evertebratorum. Diss. inaug. Berolini 1847.

Jacobi. Zur feineren Structur der peripherischen markhaltigen Nervenfasern. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg 20. Bd. 1887. pag. 17.

Joseph. Über einige Bestandtheile der peripheren markhaltigen Nervenfaser. in: Sitz. Ber. Akad. Berlin f. 1888. pag. 1321.

Key & Retzius. Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. 2. Hälfte 1. Abth. Stockholm 1876.

Krieger. Über das Centralnervensystem des Flusskrebses. in: Zeit. Wiss. Z. 33. Bd. 1880. pag. 527.

Kupffer. Über den Achsencylinder markhaltiger Nervenfasern. in: Sitz. Ber. Akad. München 13. Bd. 1883. pag. 466.

Lang. **1.** Die Polycladen des Golfs von Neapel. in: Fauna Flora Golf Neapel 11. Monographie 1884. pag. 182.

—— **2.** Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 9. Aufl. 1. Abth. Jena 1888. pag. 221.

Langerhans. Wurmfauna von Madeira. III. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880. pag. 91.

Lavdowsky. Zum Nachweis der Achsencylinderstructurbestandtheile von markhaltigen Nervenfasern. in: Centralbl. Med. Wiss. 17. Jahrg. 1879. pag. 881.

Leydig. **1.** Tafeln zur vergleichenden Anatomie. 1864 Taf. 5 Fig. 1 *A*.

—— **2.** Die riesigen Röhrenfasern im Bauchmark der Ringelwürmer. in: Z. Anzeiger 9. Jahrg. 1886. pag. 591.

—— **3.** Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857. pag. 60.

—— **4.** Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

—— **5.** Altes und Neues über Zellen und Gewebe. in: Z. Anzeiger 9. Jahrg. 1888. pag. 254. 274. 309. 328.

Meyer. Studien über den Körperbau der Anneliden. IV. in: Mitth. Z. Stat. Neapel. 8. Bd. 1888. pag. 559.

Nansen. The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. in: Bergens Museums Arsberetning for 1886. Bergen 1887.

Owsjannikow. Structure intime du système nerveux des Crustacés. in: Ann. Sc. N. (4) Tome 15. 1861. pag. 129.

Pertik. Untersuchungen über Nervenfasern. in: Arch. Mikr. Anat. 19. Bd. 1881. pag. 183.

Pruvot. Système nerveux des Annélides polychètes. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 3. 1885. pag. 213.

Ranvier. Traité technique d'Histologie. 2e Edition. Paris 1888.

Rawitz. Centrales Nervensystem der Acephalen. in: Jena. Zeit. Naturw. 20. Bd. 1887. pag. 384—460.

Reichert. Jahresbericht etc. in: Arch. Anat. Phys. 1844. pag. 194.

Remak. Über den Inhalt der Nervenprimitivröhren. in: Arch. Anat. Phys. 1843. pag. 197.

Retzius. **1.** Über den Bau des Achsencylinders. in: Verh. Biol. Ver. Stockholm 1. Bd. 1888 9. pag. 83.
—— **2.** Über markhaltige Nervenfasern wirbelloser Thiere. ibid. pag. 58.
Rohde. **1.** Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten. in: Z. Beiträge Schneider 2. Bd. 1887. pag. 1.
—— **2.** Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem von *Amphioxus*. ibid. 2. Bd. 1888. pag. 169.
Schiefferdecker. **1.** Beiträge zur Kenntnis des Baus der Nervenfasern. in: Arch. Mikr. Anat. 30. Bd. 1887. pag. 435.
—— **2.** Nachtrag zur vorigen Arbeit. ibid. 31. Bd. pag. 100.
Schultze, H. **1.** Achsencylinder und Ganglienzelle. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1878. p. 259.
—— **2.** Die fibrilläre Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen. in: Arch. Mikr. Anat. 16. Bd. 1879. pag. 57.
Schultze, Max. Allgemeines über die Structurelemente des Nervensystems. in: Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben etc. Leipzig, Engelmann. 1871. pag. 108.
Spengel. *Oligognathus Bonelliae* etc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 3. Bd. 1882. pag. 15.
Vejdovský. Studien über Gordiiden. II. in: Zeit. Wiss. Z. 46. Bd. 1888. pag. 198 ff. und 214.
Vignal. Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 1. pag. 267.
*Waldeyer. Untersuchungen über den Ursprung etc. des Achsencylinders. in: Zeit. Ration. Med. (3) 20. Bd. 1863. pag. 193.
Yung. Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés Décapodes. in: Arch. Z. Expér. Tome 7. 1878. pag. 401.

Zur allgemeinen Orientirung über den augenblicklichen Stand der Frage bringe ich hier nur kurz Folgendes in Erinnerung. Von ihrem ersten Entdecker Leydig wurden die Neurochorde von *Lumbricus* für »markhaltige Nervenfasern« gehalten. Claparède wagte keine ganz bestimmte Meinung auszusprechen. Später versuchten mehrere Forscher ihnen jeden nervösen Charakter abzusprechen und sie für Analoga, ja selbst Homologa der Wirbelthierchorda auszugeben. Dagegen erhielt in der jüngsten Vergangenheit die ältere Auffassung eine neue Stütze durch den Nachweis eines organischen Zusammenhanges der fraglichen Organe mit Ganglienzellen eigener Art; in dieser Hinsicht sind die Arbeiten von Spengel, Rohde, Eisig und Friedlaender zu nennen[1]. Die Letztgenannten halten

[1] Kürzlich hat Hatschek eine Bestätigung dieses meines Fundes bei *Lumbricus* geliefert.

die Neurochorde also wiederum für nervöse Organe; Eisig mit der Einschränkung, dass sie zwar ursprünglich als solche fungiren, dass aber später mit Degeneration der nervösen Elemente und enormer Ausbildung der Neurochordscheide ein Functionswechsel stattfindet, so dass die fertigen Neurochorde Stützorgane darstellen; also eine zwischen den beiden hauptsächlichsten Anschauungen vermittelnde Ansicht. Wegen aller Einzelheiten muss ich auf die Originalabhandlungen verweisen und namentlich die Eisig'schen Beschreibungen, Zeichnungen und seine Deutung als bekannt voraussetzen[1].

I. Theil.

Die Neurochorde von Mastobranchus.

Die Neurochordscheide.

Schon am unversehrten *Mastobranchus*, bei durchsichtigen Thieren sogar oft ohne Quetschung, erblickt man bei mäßiger Vergrößerung die Neurochorde als verhältnismäßig außerordentlich voluminöse, stark lichtbrechende, langgestreckte Gebilde. Es ist leicht, den Bauchstrang mit den Neurochorden unter dem Präparirmikroskope zu isoliren, selbst ohne den Wurm vorher auf der hämalen Seite auf-

[1] Nur Vejdovský scheint sich den Consequenzen der Entdeckung eines organischen Zusammenhangs mit Ganglienzellen auch jetzt noch entziehen zu wollen. Die ins Innere der Neurochordröhren gehenden Ganglienzellfortsätze sollen zur Innervirung des Organs dienen, letzteres im Ganzen aber lediglich ein Stützorgan darstellen, welches bei *Rhynchelmis* während der Contraction des Wurmes sich in Schraubenwindungen zusammenlegt. Letztere Beobachtung beweist nach meiner Meinung gar nichts. Wenn ein contractiles Rohr (der Hautmuskelschlauch) sich zusammenzieht, so müssen natürlich die in ihm enthaltenen langgestreckten, weniger oder gar nicht contractilen Organe (Neurochordröhren) sich winden oder falten. Windungen sind begreiflicherweise vortheilhafter, da sie keine Knickungen verursachen, wie Faltungen es thun würden. Dass die Windungen bei *Rhynchelmis* regelmäßige Schraubenwindungen sind, will ich gern glauben; daraus einen irgend wie beweisenden Schluss zu ziehen, halte ich für unmöglich, die ganze Ansicht Vejdovský's aber der gleichwerthig, als wenn Jemand sagte, der Achsencylinder einer markhaltigen Wirbelthiernervenfaser diene zur Innervation der Markscheide. Wenn endlich Vejdovský (pag. 199 unten) noch hervorhebt, dass die Neurochordröhren »keinenfalls nervöser Natur« sind, so ist darauf zu erwiedern, dass auf diese Idee überhaupt bisher Niemand gekommen ist. Es handelt sich nur um die nervöse Natur des Inhalts jener Röhren, ihre Wandungen sind aber eben so wenig nervös, wie die Markscheide einer Wirbelthiernervenfaser. Die Richtigkeit dieser Vergleiche wird erst am Ende dieser Arbeit sich ergeben.

zuschneiden. Ein so hergerichtetes Neurochordstückchen[1] gewährt nun, frisch in Seewasser bei starker Vergrößerung (300—600) untersucht, einen sehr eigenthümlichen Anblick. Da ich die Eisig'schen Beschreibungen bis auf sogleich zu erwähnende Abweichungen im Allgemeinen bestätigen kann, so verweise ich nochmals auf jene. In den meisten Fällen erblickt man wenigstens die rundlichen, stark lichtbrechenden, von Eisig mit Myelintropfen verglichenen Gebilde; häufig außerdem die spiralig oder schlangenartig gedrehten, von Eisig als degenerirte Nervenfasern gedeuteten Formen. Nur will ich schon jetzt hervorheben, dass es fast immer evident ist, dass alle diese Dinge der Neurochordwand unmittelbar angelagert sind — wie man wenigstens der Eisig'schen Interpretation gemäß diese Bilder deuten würde. Frei im Inneren des Neurochords flottirende Körperchen, wie sie Eisig z. B. pag. 214 beschreibt, habe ich selbst lange Zeit hindurch niemals gefunden; ich komme unten auf diesen Punkt zurück. Eben so bitte ich den Leser, das von Eisig beschriebene und abgebildete »Faserbündel« (Taf. 26 Fig. 22) mit den seitlich abgehenden, fein verzweigten Ästen zunächst außer Acht zu lassen; es wird uns gleichfalls später noch zu beschäftigen haben. Gewöhnlich sieht man namentlich am unverletzten und nicht gequetschten Neurochord Nichts davon.

Schon beim ersten Betrachten eines solchen Präparates, welches sowohl die rundlichen, als auch die schlangenförmig gewundenen Formen zeigte, fiel mir der Umstand auf, dass die Form, das Lichtbrechungsvermögen, kurz das ganze Aussehen derselben die größte Ähnlichkeit mit den offenbaren Faltungen hatte, welche namentlich an den Rissstellen des Neurochords sich einzustellen pflegen. Wenn aber thatsächlich jene scheinbaren, der Wand angelagerten Inhaltsgebilde Faltungen der Wand sein sollten, so mussten sie sich durch schwächere oder stärkere Längsdehnung des Organs ausgleichen und so zum Verschwinden bringen lassen. Ich verfuhr daher anfangs folgendermaßen. Ein Stückchen Neurochord erfasste ich an dem einen Ende mit der Präparirnadel und zog es auf dem Objectträger

[1] Hier und im Folgenden spreche ich der Einfachheit wegen von isolirten »Neurochordstückchen«, wo es sich eigentlich um Stücke des gesammten Bauchstranges handelt. Die Neurochorde vom Bauchstrange abzulösen wäre nicht nur unnütz, sondern auch nicht einmal ohne erhebliche Quetschungen und Zerreißungen möglich. Unten wird man sehen, dass solche mechanische Insulte die allergrößten Veränderungen hervorzurufen im Stande sind.

entlang, wobei ich darauf achtete, dass dieser nur mäßig nass war, so dass das Object nicht im Wasser flottirte, sondern vielmehr an der Glasplatte etwas anklebte. Es ist leicht einzusehen, dass dann das ganze Organ mehr oder minder ausgedehnt wird, und sich nicht wieder contrahiren kann, da die elastischen Kräfte die Adhäsion an der Glasplatte nicht zu überwinden im Stande sind. Thatsächlich zeigte nun ein so behandeltes Neurochord, welches vorher eine Menge der fraglichen Inhaltsgebilde besessen hatte, gar keine oder doch fast gar keine mehr. Ich entfernte nunmehr eventuell das Deckgläschen und setzte einen Tropfen Seewasser hinzu; nöthigenfalls wurde das Object behutsam mit der Nadel vom Objectträger abgelöst, so dass es frei flottirte und daher seiner Elasticität zufolge sich unbehindert contrahiren konnte. Und wirklich waren jetzt die vorher verschwundenen Gebilde wiederum in Hülle und Fülle da (Taf. 8 Fig. 3—6). Durch abermaliges Ausdehnen ein zweites Mal zum Verschwinden gebracht, traten sie bei erneuerter Zusammenziehung in der angegebenen Weise wiederum auf etc., so dass dieser instructive Versuch an demselben Präparate mehrere Male hinter einander wiederholt werden konnte. Dieser Erfolg war natürlich sehr dazu geeignet, mich in dem Verdachte zu bestärken, dass die von Eisig für Degenerationsproducte von Nervenfasern gehaltenen Gebilde lediglich die etwas eigenthümlich gestalteten Faltungen und Varicositäten der Wand seien. Allerdings ist es richtig, dass mitunter das eine oder andere der fraglichen Dinge auch nach der Zerrung noch sichtbar blieb (wenn auch meist unscheinbarer und undeutlicher); aber es wäre auch geradezu wunderbar, wenn sich alle Faltungen mit derselben Leichtigkeit sollten ausgleichen lassen. Es kam mir nun noch darauf an, womöglich direct zu beobachten, auf welche Weise denn eigentlich das spurlose Verschwinden dieser Körperchen bei den verschiedenen Stadien der Zerrung unter dem Mikroskop sich darstellen würde; namentlich aber das Verschwinden der kreisrunden, tröpfchenartigen Gebilde, welche sich noch am wenigsten leicht als Faltungen auffassen ließen. Zu diesem Zwecke präparirte ich einen *Mastobranchus* in der Weise, dass in der Mitte Alles bis auf das Nervensystem entfernt wurde, vorn und hinten dagegen der Wurm intact blieb; diese Stückchen des Körpers bilden alsdann einen trefflichen Angriffspunkt für die Nadel, und durch ein entsprechendes Verschieben derselben kann man ganz bequem den isolirten Bauchstrang je nach Wunsch allmählich schwächer oder stärker ausdehnen. Es gelang mir auch nach einigen Versuchen,

einen der tröpfchenartigen Körper während aller Stadien der Ausdehnung mit Zeiss C zu beobachten (ohne Deckglas), ohne denselben aus dem Gesichtsfelde zu verlieren. Dabei sah ich, wie er entsprechend der zunehmenden Ausdehnung des Neurochords successive kleiner wurde, ohne dabei die Schärfe der Contouren zu verlieren. Endlich wurde er punktförmig und unmittelbar darauf unsichtbar.

Alle diese Phänomene sprechen wohl zwar entschieden zu Gunsten der obigen Auffassung, aber man könnte vielleicht noch eine andere Deutung ausfindig machen. Um daher womöglich über die Art der Faltenbildung weitere Aufschlüsse zu erhalten, musste ich, ohne die Untersuchungen am frischen Material damit abgeschlossen zu haben, danach streben, das Object auf Schnitten zu studiren. Eisig ist es nicht gelungen, die fraglichen Körperchen zu conserviren — und in der That ist dies bei den gewöhnlichen Methoden im Allgemeinen und der einfachen Alkoholhärtung im Speciellen durchaus nicht möglich. Ich versuchte es daher mit der Osmiumsäure, deren Wirkungsweise auf die Neurochorde von *Lumbricus* mir bekannt war. Die nach der sogenannten Seewasser-Alkoholmethode durch Zusatz von etwas Alkohol zum Seewasser betäubten Würmer kamen auf etwa 12 Stunden in 1 %ige OsO_4 und wurden darauf in der gewöhnlichen Weise mit Alkohol, Xylol, endlich Paraffin durchtränkt und mit dem Mikrotom geschnitten. Der Erfolg war der gewünschte — die Körperchen hatten sich gut erhalten. Die Neurochordscheide stellt sich im Wesentlichen ebenso dar, wie bei den in gleicher Weise behandelten Regenwürmern; d. h. auf Querschnitten im Allgemeinen als ein nach außen und innen scharf begrenzter, compacter schwarzer Ring (Fig. 14—19)[1]. Das Lumen ist ganz hell geblieben, das umgebende Gewebe lange nicht so dunkel wie die Neurochordscheide. Außerdem erblickt man aber auf zahlreichen Schnitten im Inneren des Neurochords, fast immer in unmittelbarer Nähe der Wand, gleichfalls intensiv geschwärzte Figuren; namentlich auf Längsschnitten kann man sich von der Identität derselben mit den im frischen Zustande beobachteten leicht überzeugen. Bei genauerem Zusehen

[1] Nur in seltenen Fällen ist auch an Osmiumpräparaten eine deutliche Schichtung zu beobachten (Fig. 19). Aus später ersichtlichen Gründen bin ich geneigt, diese Bilder für Kunstproducte zu halten. Jede einzelne Schicht ist eben so intensiv geschwärzt, wie in den andern Fällen die compacte Wand.

stellen viele sich ohne Weiteres als richtige Faltungen der Wand dar (Fig. 16). Unter Umständen erreichen sie gewaltige Dimensionen und einen complicirten Bau. Noch häufiger ist nicht die ganze Wand gefaltet, sondern es sind nur die inneren Theile der Wand bruchsackartig oder bläschenförmig nach innen vorgewölbt, wobei dann häufig das Innere des Bläschens nur um weniges heller, als die äußeren Contouren desselben ist. Meist ist bei dieser Form der Inhaltsgebilde das Bläschen gestielt (Fig. 14, 18, u. 20). Auf vielen Schnitten ist, wie leicht verständlich, nur der breitere, innere Theil eines solchen Gebildes angeschnitten, so dass man einen kleinen schwarzen Ring in unmittelbarer Nähe der Wand, aber ohne Continuität mit ihr erblickt. Dass jedoch diese Präparate auf keinen Fall eine Besonderheit darstellen, geht schon daraus mit zwingender Wahrscheinlichkeit hervor, dass manchmal eine geringe Änderung der Einstellung des Tubus genügt, um ein Bläschen ohne Stiel in ein solches mit Stiel übergehen zu lassen.

In anderen Fällen sieht man, dass nicht eine, sondern mehrere der inneren Schichten an der Bläschenbildung betheiligt sind, wobei dann die Durchschnitte des Bläschenkörpers concentrisch geschichtet sind. Endlich bilden mitunter die Körperchen einfach nach innen vorspringende Verdickungen der Wand, von sehr variabler Form, Varicositäten, an denen bei völlig gleichmäßiger Schwärzung und fast absoluter Undurchsichtigkeit (auf Schnitten von 10 μ Dicke) keine weitere Structur zu entdecken ist. Es sei noch bemerkt, dass alle diese Formen sich wie an der inneren Fläche der Wand, so auch an der äußeren vorfinden, wenngleich wohl in geringerer Zahl.

Dass bei der Complicirtheit der Faltenbildungen und der nachweisbaren Neigung derselben, am freien Ende sich zu verbreitern, sehr oft ein einzelner Schnitt keine Continuität des Körperchens mit der Wand zeigt, so dass der Eindruck einer allerdings der Wand meist sehr genäherten, aber doch von dieser unabhängigen, frei im Lumen befindlichen Bildung hervorgebracht wird, versteht sich von selbst. In den Formen herrscht also eine große Mannigfaltigkeit; man wird nicht fehl gehen, wenn man die Bläschen und die rundlichen Varicositäten auf die gleichfalls rundlichen, tropfenartigen Gebilde bezieht, welche wir im frischen Zustande kennen gelernt haben; die zahlreichen übrigen Formen auf die anderen Gebilde etc. Alle diese Figuren haben aber, sowohl unter sich, als auch mit der eigentlichen Neurochordwand Eines gemeinsam, nämlich die intensiv schwarze Farbe, welche sie bei dieser Methode

annehmen und vermöge welcher sie sich für den unbefangenen Beobachter auf den ersten Blick als zur Neurochordscheide gehörige Bildungen darstellen.

Ein völlig verschiedenes Bild bieten Schnitte von anders behandelten Präparaten dar; nehmen wir z. B. Schnitte eines mit Alkohol oder Sublimat-Alkohol gehärteten und mit Carmin gefärbten Wurmes. Anstatt des compacten, intensiv schwarzen Ringes der Osmiumpräparate sehen wir die Neurochordwand zerfallen in ein Wabenwerk ziemlich regelmäßig concentrisch angeordneter, fast ungefärbter Lamellen, welche von Eisig als neurilemmatisch bezeichnet werden; die Breite ihrer Gesammtheit übertrifft die des schwarzen Ringes meist erheblich[1]. Durch Färbung nach der Apathy'schen Methode (in toto)[2] nimmt dieses Wabenwerk eine heller oder dunkler graue Färbung an, und man sieht dann sehr deutlich, dass eine jede der das Scheidensystem bildenden Lamellen wellenförmig gekrümmt ist. Von den bei OsO_4-Behandlung sichtbaren Körperchen ist aber nichts übrig geblieben; sie sind anscheinend spurlos verschwunden (Fig. 22).

Der erste Beobachter der Neurochorde, Leydig, hielt sie für markhaltige Nervenfasern — ihre Wand also für identisch oder mindestens vergleichbar mit der Markscheide der Wirbelthiernervenfasern; wohl wegen ihres Aussehens etc. im frischen Zustande. Schon Claparède äußerte Zweifel dagegen, indem er auf einen vermeintlich geschichteten Bau hinwies; die späteren Arbeiter, die vorwiegend mit Schnitten operirt zu haben scheinen, kamen mehr und mehr von der alten Leydig'schen Auffassung zurück. Nur Vignal hat die Neurochordscheide des Regenwurms als eine fettartige, mit dem Myelin der Wirbelthiernerven jedoch nicht identische Substanz gedeutet. Eben so hielten H. Schultze und Langerhans an der Bezeichnung der Gebilde als markhaltige Nervenfasern fest. Ich selbst habe in meiner Regenwurmarbeit die fettartige Natur der Neurochordscheide Vignal gegenüber energisch bestritten und das compacte und schwarze Aussehen derselben an Osmiumpräparaten anders zu erklären gesucht. Ich glaubte, im natürlichen Zustande seien die Neurilemmlamellen der Neurochordscheide dicht an einander gelagert,

[1] Ob und in wie weit es mit der neurilemmatischen Natur der Neurochordscheide seine Richtigkeit hat, soll weiter unten besprochen werden; einstweilen nehmen wir sie an.

[2] Apathy, Nachträge zur Celloidintechnik. in: Zeit. Wiss. Mikr. 5. Bd. 1888. pag. 45.

während sie bei Sublimat- oder Alkoholhärtung durch die dann eintretende, mehr oder minder bedeutende Schrumpfung des Inhalts (des wahren, unten zu besprechenden Inhalts!) zum Auseinanderweichen gebracht würden. Was die Schwarzfärbung durch OsO_4 betraf, so wies ich auf die gleichfalls sehr dunkle Färbung anderer neurilemmatischer Elemente hin; eine Erklärung, die ich nach dem Studium der in so vielen Beziehungen ähnlichen *Mastobranchus*-Neurochorde nicht mehr für richtig halten kann. Übersehen, oder doch nicht genügend gewürdigt, hatte ich zunächst die Thatsache, dass die Neurochordscheide mit OsO_4 sich nicht nur dunkler, sondern auch in einem anderen Farbenton färbt, als die neurilemmatischen Elemente; letztere werden nämlich braun, allerdings mitunter sehr dunkelbraun, während die Scheide einen entschieden etwas mehr schwärzlichen Farbenton annimmt. Auch tritt die Färbung der letzteren weit schneller auf. Noch viel auffälliger ist dieser Unterschied bei *Mastobranchus*. Die Fig. 14—19 geben ungefähr die richtigen Farben wieder. Die Scheide von *M.* wird durchaus schwarz, tiefschwarz, eher mitunter mit einem Stich ins Blauschwarze als ins Braune; dazu selbst auf dünnen Schnitten so undurchsichtig, dass sie bei offenem Abbe'schen Condensor besonders deutlich und frappant (wegen Undeutlichwerdens alles Übrigen) mitsammt ihren Anhangsgebilden hervortritt[1]. Ich kam daher auf die Vermuthung, ob nicht dennoch eine »fettartige Masse« dabei im Spiele wäre. Nehmen wir auch das Vorhandensein einer geschichteten Neurilemmscheide an, so schließt dies ja doch nicht das gleichzeitige Vorhandensein einer zweiten, die Neurochordscheide bildenden Materie aus; dieselbe würde namentlich zwischen den Neurilemmmaschen zu suchen sein und diese im Leben mit einander verkleben. Diese Annahme erklärt aber vor Allem in ungezwungenster Weise erstens die Thatsache, dass bei OsO_4-Behandlung, wie schon oft gesagt, fast immer die Neurochordwand ein compactes Aussehen zeigt: die fragliche Masse ist in diesem Falle gehärtet

[1] Thatsächlich wird kein anderer Körpertheil von *Mastobranchus* auch nur annähernd so intensiv durch OsO_4 geschwärzt. Wenn ferner meine erste Erklärung richtig wäre, dass das Auseinanderblättern der Hülle lediglich Folge der Schrumpfung des Inhaltes wäre, so müsste diese immer eintreten, wenn man nur ein den Inhalt zum Coaguliren und Schrumpfen bringendes Mittel anwendete. Das ist aber nicht der Fall. Ich härtete einen *Mastobranchus* in einem Gemisch von 1 Vol. Solut. Subl. conc. und 2 Vol. 1%iger OsO_4 und erhielt für die Scheide die gleichen Bilder wie bei reiner Osmiumhärtung.

und in Alkohol etc. unlöslich geworden; zweitens die Thatsache, dass bei allen anders behandelten Präparaten die Neurilemmblätter aus einander weichen: der Alkohol etc. hat die Masse in diesen Fällen gelöst. Auch die Bläschen auf den OsO_4-Schnitten und ihr verschiedenes Aussehen erhalten eine befriedigende Erklärung; ihr äußerer, tief geschwärzter Contour wäre eine bruchsackartig hervorgetriebene, mit der fettartigen Masse imbibirte Neurilemmlamelle; ihr Inneres würde, je nach der stärkeren oder schwächeren Schwärzung, mehr oder weniger von der Fettmasse enthalten; die anscheinend structurlosen, rundlichen Varicositäten wären ganz und gar mit Fett gefüllte Bläschen. Durch Dehnung des Neurochords müssten sie verschwinden, indem die bruchsackartig hervorgewölbte Neurilemmlamelle sich an die anderen anlegen müsste etc.

Wie wir sehen werden, ergiebt sich noch eine zweite Möglichkeit für die Erklärung dieser Bläschen, welche jedoch im Grunde nur wenig von dieser ersten abweicht; ich verspare sie für später, nachdem wir die »fettartige Masse« und ihre Eigenschaften näher kennen gelernt haben. Wenn nämlich auch schon nach den bisher mitgetheilten Thatsachen und Überlegungen die Anwesenheit einer solchen recht wahrscheinlich sein mag, so lieferten den Beweis für ihre Existenz die von Neuem aufgenommene Untersuchung des frischen Materials — freilich bemerke ich ausdrücklich, dass ich mich des Ausdrucks »fettähnliche« Masse nur der Bequemlichkeit halber und provisorisch bediene, ohne damit etwa eine echte Fettnatur der fraglichen Masse behaupten zu wollen.

Bei den bisher geschilderten Untersuchungen am frischen Materiale hatte ich immer eine jegliche Quetschung der Neurochorde sorgsam vermieden, das Deckglas gestützt, häufig sogar ohne Deckglas gearbeitet; in sehr vielen Fällen hatten auch die zur Untersuchung gelangten Stücke keine freien Rissenden, indem ich z. B. zur Anstellung der Zerrversuche, wie oben beschrieben, oft an beiden Enden des Bauchstranges ein Stück intacten Wurmkörpers ließ; gerade dies war aber der Grund, dass ich lange Zeit hindurch sowohl nach den »frei flottirenden Körperchen« als auch insbesondere nach dem »Nervenfaserbündel« mit den seitlich abgehenden, verzweigten Nebenästen vergeblich suchte. Diese beiden, von Eisig gesehenen Bilder sollten eine höchst überraschende Erklärung finden. Beide Phänomene gehören eng zusammen. Es hat kein näheres Interesse mitzutheilen, durch welchen Zufall ich zum ersten Male die Faserfigur erhielt und ihre Entstehung beobachtete; eben so wenig

auf welche Weise ich schließlich nach einigem Probiren die Bedingungen eruirte, unter denen diese Bilder auftreten. — Nehmen wir ein Stückchen Bauchstrang von *Mastobranchus*, entfernen thunlichst alle anhängenden Gewebsfetzen, und strecken dasselbe auf dem Objectträger aus. Die Seewassermenge sei nicht zu reichlich. Nun legen wir ein Deckglas auf, ohne irgend wie zu stützen. Hat der dadurch ausgeübte Druck eine gewisse Grenze nicht überschritten, so erblickt man nun die Neurochorde als fast ganz homogene (durch das Ausstrecken mit wenig Seewasser werden, wie oben angegeben, die Faltungen und Varicositäten der Wand fast gänzlich ausgeglichen) eigenthümlich lichtbrechende Gebilde. Beim Einstellen auf den optischen Schnitt erblickt man sehr deutlich doppelte Contouren, offenbar die äußere und innere Grenze der Neurochordscheide. Nun üben wir einen allmählich stärkeren Druck auf das Deckglas aus. Dabei sieht man, sobald der Druck ein gewisses Maß überschritten hat, wie anscheinend die ganze Neurochordscheide (dass es sich nur um diese, nicht um den eigentlichen Inhalt der Neurochorde handelt, wird unten bewiesen werden) ins Fließen geräth. Es bilden sich bruchsackartige, breite Hervorstülpungen, welche sich bei wachsendem Drucke durch stärkeres Zuströmen der offenbar zähflüssigen Materie vergrößern; an dem proximalen Ende der Hernie bildet sich eine immer enger werdende Einschnürung, so dass alsbald ein großer Tropfen isolirt ist; das Spiel wiederholt sich; die großen Tropfen zertheilen sich in ähnlicher Weise in mehrere kleine, diese in noch kleinere. Hier und da, namentlich an Rissenden, quillt von vorn herein eine Menge kleinerer Tropfen und Tröpfchen hervor; in ähnlicher Weise auch häufig an solchen Stellen, wo sich vielleicht eine der zuerst erwähnten Hervorstülpungen losgelöst hatte. Das ursprüngliche Neurochord ist fast unkenntlich geworden; nur hier und da ist noch ein Stück desselben erhalten, an dem noch die ursprüngliche, langgestreckte Gestalt zu erkennen ist. Im Einzelnen ist die Form der Tröpfchen äußerst mannigfaltig (Fig. 10 und 11). Alle besitzen sie ein starkes Lichtbrechungsvermögen und die meisten sehr deutlich doppelte Contouren. Leicht wird man, und vielleicht nicht mit Unrecht, an eine Art Gerinnungsvorgang der oberflächlichen Schichten denken.

Ehe ich mit der Beschreibung des weiteren Verhaltens dieser eigenthümlichen Materie fortfahre, will ich darauf hinweisen, dass mir nunmehr die von Eisig beobachteten, frei flottirenden Körperchen ihre Erklärung gefunden zu haben scheinen. Es bedarf ja natür-

lich zur Erzeugung dieser Tröpfchen etc. nicht eines absichtlichen Quetschens; ein unabsichtliches ist aber beim Lostrennen eines Neurochordstückchens, beim Übertragen auf den Objectträger, bei einem nur etwas unvorsichtigen Auflegen des Deckglases schwer ganz zu vermeiden — und ein Unbefangener wird außerdem vielleicht nicht einmal besonders darauf achten. Sollte es sich aber einmal herausstellen, dass auch bei Ausschluss dieser Factoren (z. B. bei Beobachtung des intacten Wurmes) wirklich im Inneren des Neurochords frei flottirende Körperchen vorkommen (was zwar weder irgend Jemand behauptet, noch ich jemals beobachtet habe oder auch für wahrscheinlich halte), so würde das weiter nichts beweisen, als dass sich auch unter anderen Umständen einmal Tröpfchen der in der Neurochordscheide enthaltenen, zähflüssigen, fettartigen Masse ablösen und ins Innere gerathen können.

Fahren wir nun mit der Beschreibung des Verhaltens der Fettmasse fort. Es sei noch hier und da, wie bemerkt, ein Stückchen Neurochord nicht in Tropfen umgewandelt, sondern wenigstens ungefähr in seinen Umrissen noch erkennbar. Wir heben das Deckgläschen auf und beobachten nun schnell eine der bezeichneten Stellen — Rissenden erweisen sich als besonders günstig. In vielen Fällen wird es gelingen, ein höchst überraschendes Schauspiel zu beobachten. Die Masse quillt hervor, aber diesmal nicht langsam, breit, doppelt contourirt, tropfenartig, sondern oft erstaunlich schnell, mit spitzen, faserartigen Fortsätzen, deren ein jeder einfache Contouren besitzt. Hier schießt ein solcher Strahl hervor, er gabelt sich, verästelt sich; dort ein zweiter, dritter, viele, oft sehr lang, mitunter so schnell, man möchte sagen gewaltsam, dass er abreißt und in die umgebende Flüssigkeit gestoßen wird. Alle sind zart, um so zarter, je weiter von der Ursprungsstelle entfernt, häufig zeigen die Fasern in ihrem Verlaufe Varicositäten. In einigen Fällen hat sich nun außerdem das centrale, allen diesen Fasern und Fäserchen den Ursprung gebende Neurochordstück stark contrahirt; unsere bekannten Figuren haben sich in Masse eingestellt, so dass, wie Eisig von der Rissregion der Neurochorde sehr zutreffend bemerkt, »ein dichtes Faserbündelgeflecht zu bestehen scheint« (pag. 214). So ist dann schließlich ein Bild entstanden (Fig. 8 u. 9), welches Eisig's (Taf. 26 Fig. 22) ganz ähnlich sieht und auf welches Eisig's Beschreibung ausgezeichnet passt — natürlich haben wir es keinenfalls mit Nervenfasern zu thun; und wenn Eisig sagt, er habe solche Bündel aus ihren Röhren herausgezogen, so erklärt sich der Irrthum ganz

ungezwungen: vermuthlich hatte Eisig ein derart zusammengeschnurrtes Rissende eines Neurochords für ein wirkliches Faserbündel gehalten und sich bemüht, durch Zerzupfen mit der Nadel dasselbe aus der Scheide herauszubekommen (denn es war ja Eisig entgangen, dass alle die von ihm für Nervenfasern oder deren Bruchstücke gehaltenen Formen lediglich der Neurochordscheide selbst angehörten); durch dieses Zerzupfen aber wurden neue Rissenden geschaffen und Quetschungen hervorgebracht, d. h. eben gerade die Bedingungen, welche dem Auftreten jenes Phänomens günstig sind.

Ich habe oben gesagt, dass alle diese Formen, von der Tropfen- bis zu der Faserform, der Neurochordscheide, bezw. der in dieser enthaltenen fettartigen Masse angehören und bin bisher den Beweis dafür schuldig geblieben. Und in der That könnte man leicht zu der Annahme verführt werden, dass die zähflüssige Masse und die mannigfaltigen Gestalten, welche sie unter Umständen annimmt, alle oder doch zum Theil auf die Inhaltsmasse des Neurochords zu beziehen seien. Erstens stimmt nun die Lichtbrechung wenigstens der Tropfen ganz überein mit der der Scheide, wie diese sich auf dem optischen Schnitt darstellt. Es giebt aber noch zwingendere Beweise für die Provenienz alle der fraglichen Gebilde aus der Neurochordscheide. Es wurde oft hervorgehoben, wie intensiv geschwärzt eben diese auf Schnitten von OsO_4-Präparaten erscheint; die Inhaltsmasse dagegen reducirt, wenn sie überhaupt erhalten bleibt, die Osmiumsäure so gut wie gar nicht, sondern bleibt nahezu ungefärbt, selbst bei langer (ca. 12stündiger) Einwirkung von 1 %iger Osmiumsäure. So konnte der Eintritt oder das Ausbleiben der Schwärzung durch Osmiumsäure die Herkunft der fraglichen Tropfen entscheiden. Am besten bedient man sich der Osmiumdämpfe, welche in kurzer Zeit die charakteristische intensive blaugraue bis blauschwarze Färbung der betreffenden Gebilde bewirken. Bei der Faserfigur muss man in Erwägung ziehen, dass namentlich die äußersten Verzweigungen sehr zart sind, und daher von vorn herein keine so tiefe Schwärzung zu erwarten steht; doch ist auch hier nach etwa einstündiger Einwirkung die Reaction völlig deutlich. Mitunter gelingt es übrigens auch, die geschwärzte Faserfigur in Glycerin aufzubewahren; freilich wird sie bei ihrer Zartheit immer mehr oder weniger dabei lädirt.

Ein zweiter, ebenso schlagender Beweis für die Natur dieser Gebilde geht aus ihrem optischen Verhalten hervor. Die Neurochordscheide, bezw. der zähflüssige Antheil derselben, ist nämlich in hohem

Grade doppelbrechend. Am reinsten treten diese Erscheinungen auf, wenn man ein gestrecktes, möglichst faltenloses Neurochord beobachtet. Zu diesem Zwecke ist es bequem, dasselbe auf einem Deckgläschen in ganz wenig Wasser oder besser noch in der Hämolymphe des Wurmes, wie oben angegeben, auszustrecken, sodann jenes auf einen hohlgeschliffenen Objectträger zu legen; ähnlich den Beobachtungen im »hängenden Tropfen«, nur dass hier kein Tropfen, sondern nur wenig Feuchtigkeit vorhanden sein darf, da sonst das Neurochord flottirt und sofort unter Bildung der bekannten Faltungen »zusammenschnurrt«. Einfach auf dem Objectträger beobachtet wäre es dagegen der Gefahr völligen Eintrocknens ausgesetzt. Ein so hergerichtetes Neurochord, zwischen gekreuzten Nicols beobachtet, erscheint sehr deutlich mit hellen Contouren: stellt man auf den optischen Querschnitt ein, so sieht man, dass die Scheide die Ursache des Phänomens ist. Schaltet man nun ein Gipsplättchen, Roth erster Ordnung, ein und dreht das Object so, dass die Längsachse des Neurochords gleichgerichtet ist mit der Hauptachse des Gipsplättchens, so erscheint die Neurochordwand intensiv gelb, giebt also die Subtractionsfarbe, d. h. die größere Achse der Elasticitätsellipse der Neurochordwand (oder eigentlich die der kleinsten, die zähflüssige Masse constituirenden, sich wie Krystalle verhaltenden Theilchen) steht in diesem Falle senkrecht auf der Hauptachse des Gipsplättchens, mithin auch senkrecht zur Längsachse des Organs. Die etwa anhängenden Muskelfasern verhalten sich umgekehrt und sind blau, was durch die Contrastwirkung die Erscheinung noch frappanter macht. Drehung des Objectes um 90° kehrt natürlich die Farben um. Erwärmt man das Object etwa auf den Siedepunkt des Wassers, so ist diese optische Reaction verschwunden, diejenige der Neurochorde tritt aber mit der Abkühlung wieder ein. In Bezug auf die daraus sich ergebenden Schlussfolgerungen verweise ich auf Ambronn. Es heißt dort: »Aus dem Gesagten geht, wie ich glaube, mit Sicherheit hervor, dass dieselbe [d. h. der optisch active Körper] bei einer der Siedehitze des Wassers nahekommenden Temperatur schmilzt und somit optisch neutral wird, nach dem Erkalten jedoch wieder in derselben Form wie früher auskrystallisirt.« . . . Und weiterhin: »Interessant ist es nun, dass das optische Verhalten verschiedener wachs- und fettartiger Körper in einer gewissen Beziehung zu dem jener Membranen steht. Ich habe mehrere Wachssorten, ferner Stearin, Talg, Schweinefett, Butter und andere ähnliche Substanzen untersucht und durchgängig gefunden, dass die nadelförmigen

Krystalle, welche sich in allen diesen Körpern finden, über dem Gipsplättchen Subtractionsfarben zeigen, wenn ihre Längsrichtung mit der Längsachse der Krystallplatte zusammenfällt, dass also die größere Achse der wirksamen Elasticitäts-Ellipse in den Nadeln senkrecht zur Längsrichtung orientirt ist. Dieser Umstand lässt mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die Orientirung der kleinen Wachstheilchen in den Membranen schließen.«

Zieht man die fettartige Substanz der Neurochordwand mit absolutem Alkohol und Äther aus[1], so ist die zurückbleibende Masse, welche (abgesehen von dem Inhalt, der optisch ganz inactiv zu sein scheint) identisch sein dürfte mit dem aus den Alkoholschnittbildern uns bereits bekannten, bisher als Neurilemm gedeuteten Maschenwerk, zwar noch etwas doppelbrechend, aber sehr viel schwächer und im umgekehrten Sinne; bei Parallelstellung mit der Hauptachse der Gipsplatte Roth erster Ordnung ergiebt sie die Additionsfarbe Blau. Lässt man das (nicht mit Alkohol etc. behandelte) Neurochord in der oben angegebenen Weise durch Zusatz eines Tropfens Wasser zusammenschnurren, so treten die bekannten Faltungsfiguren farbig hervor. Der Quetschungsversuch ist bei polarisirtem Licht wenn möglich noch instructiver, da alle die Strömungen, Hervortreibungen und Tropfenbildungen in den lebhaftesten Farben sich darstellen. Selbst die kleinsten der sich bildenden Tröpfchen zeigen ein sehr deutliches farbiges Kreuz. Allerdings ist in der Faserfigur keine Doppelbrechung mehr mit Bestimmtheit zu erkennen, was aber ersichtlich nur darin seinen Grund hat, dass die Masse hier eine allzu dünne Schicht bildet; man sieht einen continuirlichen Übergang von evident doppelbrechenden Stellen bis zu den feinsten Ramificationen der Faserfigur, bei welch' letzteren die Erscheinung nicht mehr kenntlich ist. Unter diesen Umständen dürfte die Osmiumsäurereaktion allein ein ganz ausreichender Beweis für die Provenienz auch der Faserfigur von der Scheidenmasse sein.

Im Anschlusse hieran gebe ich kurz die Resultate einiger chemischer Versuche. Der Übersichtlichkeit wegen führe ich auch die schon vorher angegebenen chemischen Eigenschaften kurz noch einmal an.

Alkohol (und Äther). Die Neurochordscheide ist großentheils, aber nicht vollständig in Alk. absol., schneller, aber auch nicht vollständig in Äther (oder Xylol) löslich. Doch ist der lösliche An-

[1] Wie wir sehen werden, löst zwar absoluter Alkohol schon allein für sich die betreffende Substanz; Äther thut es aber schneller.

theil nicht nur quantitativ der augenscheinlich überwiegende, sondern auch qualitativ gerade der Träger der charakteristischen Eigenschaften (starke Lichtbrechung, Doppelbrechung, Zähflüssigkeit, Schwärzbarkeit durch Osmiumsäure); letztere sind nämlich nach der Alkoholextraktion völlig verschwunden (die Doppelbrechung sogar umgekehrt). Für die Deutung der ganzen Sache von sehr großer Wichtigkeit scheint mir nun aber speciell noch folgender Umstand zu sein. Nicht nur bei Einwirkung des Alkohols auf die ganze Neurochordwand bleibt ein Rückstand — jenes auf Schnittpräparaten als Wabenwerk sich darstellende Überbleibsel, sondern auch bei Behandlung eines einzelnen durch Quetschen gewonnenen Tropfens mit Alkohol findet keine vollständige Lösung statt. Sobald der Alkohol den Tropfen umspült, schrumpft dieser augenblicklich, verliert die deutlichen doppelten Contouren, seine starke Refraction, seine Doppelbrechung, kurz sein ganzes Aussehen; bald hat man anstatt des Tropfens nur noch eine unscheinbare, schwammig aussehende Masse, die kaum noch die Form des ursprünglichen Tropfens erkennen lässt (Fig. 13*a* und *b*); dieser Rückstand ist aber dann weder bei andauernder Alkohol- noch auch bei Ätherbehandlung löslich. Die Wichtigkeit dieser Thatsache wird sich unten ergeben.

Kalilauge. Starke Kalilauge vernichtet fast augenblicklich das charakteristische starke Lichtbrechungsvermögen, ehe noch eine vollständige Zerstörung eingetreten ist.

Schwefelsäure bringt Anfangs anscheinend eine Art Gerinnungsvorgang hervor; später wird Alles durchsichtiger und alsbald bis zur Unkenntlichkeit zerstört.

Essigsäure bringt selbst bei längerer Einwirkung keine sehr deutliche Veränderung hervor.

Jod bräunt die Masse, auch bei Gegenwart von concentrirter Schwefelsäure.

In essigsaurem Kali hält sich die Masse anscheinend längere Zeit. Ein darin aufbewahrtes Neurochord lässt die prachtvollsten Myelinformationen entstehen.

Osmiumsäure färbt die Masse außerordentlich schnell und intensiv blauschwarz und macht sie unlöslich in Alkohol und Xylol. Die Löslichkeit wird aufgehoben oder doch wenigstens herabgesetzt auch durch

Doppelchromsaures Kali oder Chromsäure[1]. Ein in

[1] Es geht dies mit Evidenz daraus hervor, dass die Neurochordscheiden auf Paraffinschnitten (also nach andauernder Alkohol- und Xylolextraction) weit

Müller'scher Flüssigkeit ca. 5 Tage bei ca. 37° gehärteter *Mastobranchus* erlaubt die Färbung der Neurochordscheide nach der Weigert'schen Kupferacetat-Hämatoxylin-Methode (Zeit. Wiss. Mikr. 1. Bd. 1884 pag. 399). Der Wurm wurde aus Liquor Müllerii in 70%igem Alkohol im Dunkeln andauernd ausgewaschen, dann in Celloidin eingebettet; die Celloidinstücke über Nacht in eine halbconcentrirte wässerige Grünspanlösung gebracht, von da in 80%igen Alkohol und dann geschnitten; die Schnitte nach kurzem Auswaschen in Wasser auf etwa 2 Stunden mit der Weigert-schen Lithion-Hämatoxylinlösung und dann nach Abspülen in Wasser mit der Differenzirungsflüssigkeit behandelt; nach nochmaligem guten Auswaschen entwässert und in Balsam eingeschlossen. Während die meisten Gewebe (die Blutkörperchen zum Theil nicht) einen bräunlichen Farbenton angenommen haben, ist die Neurochordscheide tief grünlich blauschwarz geblieben. Ich modificirte dann die Methode, indem ich anstatt in Celloidin in Paraffin einschmolz und die mit Eiweiß aufgeklebten Schnitte nach Auflösung des Paraffins durch Terpentin successive mit Alkohol absol., Aqua destillata, Grünspanlösung ca. $^1/_2$ Stunde, wieder Wasser (1 Min.), Weigert's Hämatoxylinlösung (1—2 Stunden), Wasser, Weigert's Entfärbungsflüssigkeit, Wasser, Alkohol, Creosot und Balsam behandelte. Diese Methode ist weniger umständlich (wenn man erwärmt, brauchen auch die einzelnen Flüssigkeiten nur ca. je 1 Minute zu wirken), bequemer und giebt dieselben Resultate, wie die Celloidin-Einbettung. Auch ersetzte ich dann mit Erfolg die Härtung in Liquor Müllerii durch ca. 20stündige Härtung in $^1/_2$%iger Chromsäure; gut mit Wasser eben so lange ausgewaschen, entwässert, in Paraffin eingebettet und dann eben so behandelt, wie eben angegeben, ergaben sie dieselben Färbungsresultate, mindestens eben so gut, wie bei Weigert's Originalmethode; die Erhaltung der übrigen Gewebe war aber ganz entschieden besser, als bei Härtung in Liquor Müllerii. Bemerkenswerth ist, dass die mit Liquor Müllerii oder Chromsäure gehärteten Stücke eine mehr oder minder deutliche und oft sogar sehr auffallende concentrische Schichtung der Neurochordscheiden zeigen. Die meisten dieser Präparate verblassten übrigens im Laufe einiger Wochen aus mir unbekannten Ursachen; vielleicht war die Differenzirungsflüssigkeit nicht genügend ausgewaschen worden. Das Gleiche gilt für einige eben so hergestellte Präparate vom Frosch-Ischiadicus.

compacter aussehen bei Stücken aus Liquor Müllerii oder Chromsäure ($^1/_2$%—1% über Nacht), als bei solchen aus Alkohol.

Es besteht somit die Neurochordscheide aus einer sehr eigenthümlichen Materie, deren Eigenschaften oben im Einzelnen beschrieben wurden. Es wird dem Leser nicht entgangen sein, dass dieselbe eine sehr große Ähnlichkeit mit dem Mark der Wirbelthiernervenfasern besitzt. Man vergleiche nur die Angaben eines der Lehrbücher der Histologie über die Markscheide und Myelinformationen jener mit obiger Beschreibung: z. B. RANVIER pag. 550.

Freilich kann, da Nervenmark und Myelin keine chemischen Individuen sind (cf. PERTIK), von einer Identität beider Substanzen schwerlich die Rede sein. Es ergiebt sich aber aus dieser Vergleichung mit Hinblick auf die Streitfrage um die Präexistenz des KÜHNE-EWALD'schen Neurokeratingerüstes ein neuer Gedanke, der durch sogleich hervorzuhebende Thatsachen einige weitere Stützen erhält. Wir haben gesehen, wie die frisch untersuchte Neurochordscheide bei Quetschung sich wie eine zähe Flüssigkeit verhält, wie sie in größere und kleinere Tropfen und Tröpfchen sich auflöst. Die Masse eines jeden desselben ist zwar großentheils, aber nicht vollständig in Alkohol und Äther etc. löslich: es verbleibt vielmehr nach der Alkohol- und Ätherextraktion ein Rest von eigenthümlichem Aussehen, ein Gebilde, welches doch jedenfalls keiner in jedem Tropfen präformirt vorhanden gewesenen Formation entspricht. Daraus ergiebt sich das Resultat, dass jenes bisher für Neurilemm gedeutete Wabenwerk, welches an Schnitten von Alkoholpräparaten die Neurochordwand bildet, keinenfalls ganz einem präformirten Gerüstwerk entspricht, sondern theilweise wenigstens nichts ist, als der in eigenthümlicher Form zurückbleibende, in Alkohol und Xylol unlösliche Rest der myelinartigen Materie. Die Alkoholpräparate ergeben demnach nicht nur in so fern mangelhafte Bilder, als ein sehr wesentlicher Theil der Neurochordscheide — der in Alkohol etc. lösliche Antheil der nervenmarkartigen Masse — fehlt, sondern auch in der Hinsicht »Kunstproducte«, als das übriggebliebene Wabenwerk mindestens zum Theil nicht einmal präformirt vorhanden gewesen war (cf. das EWALD-KÜHNE'sche Neurokeratingerüst der markhaltigen Faser). Damit ist aber durchaus noch nicht entschieden, ob Alles das, was an solchen Präparaten die Neurochordwand zu bilden scheint, in gleicher Weise zu beurtheilen ist. Sowohl dieses Maschenwerk, als auch unzweifelhaft neurilemmatische Elemente haben kein gerade sehr charakteristisches Aussehen und es wäre demnach nicht völlig ausgeschlossen, dass ein Theil des fraglichen Maschenwerks dennoch als neurilemmatische Mem-

branen präformirt existirte. Das namentlich bei *Lumbricus* constatirte Vorkommen von Zellkernen scheint eher für letztere Annahme zu sprechen. Ich wage es nicht, diese Frage entscheiden zu wollen. Für den Fall aber, dass es sich herausstellen sollte, dass eine solche Bildung nicht existirt, müsste die oben in Bezug auf die Faltungsfiguren gegebene specielle Erklärung eine kleine Modification erleiden. Wir hätten dann nicht mit neurilemmatischem Überzug versehene und im Inneren aus fettartiger Materie bestehende Falten, Bläschen etc. vor uns, sondern es wären vielmehr Faltungen und Varicositäten der Wand, welche wie diese lediglich aus der »myelinogenen Substanz« (Pertik) bestehen. Ihre eigenartige Form ist zwar an sich merkwürdig; man wird aber an dieser Deutung keinen Anstoß nehmen können, wenn man an die so höchst eigenthümlichen physikalischen und chemischen Eigenschaften myelinogener Massen und an die so mannigfach gestalteten Myelinformationen denkt.

Es ist dies die zweite, etwas abweichende Deutung der Faltungsfiguren, auf welche ich pag. 216 anspielte und die ich, wie nunmehr ersichtlich, vorher nicht gut hätte verständlich machen können. Wenn wir weiter unten zum Vergleiche der Neurochorde von *Mastobranchus* mit denen anderer Würmer schreiten, werde ich noch einmal kurz auf diese Frage einzugehen haben. Hier will ich nur noch erwähnen, dass jene Faltungsfiguren, welche die nach meiner Meinung irrthümliche Ansicht Eisig's zum großen Theile hervorgerufen haben, auch für die Neurochorde nicht bisher völlig unbekannte Dinge waren. Sowohl Leydig, als auch Vignal haben unzweifelhafte Analoga bei *Lumbricus* abgebildet, beziehungsweise beschrieben. Ersterer liefert in seinen Tafeln zur Vergl. Anatomie eine auch im Übrigen ausgezeichnete Abbildung der betreffenden Organe beim Regenwurm, auf welcher man Faltungen der Neurochordwand im optischen Schnitte erblickt; Vignal (pag. 385) anderseits giebt an, dass auf Schnitten von mit OsO_4 behandelten Regenwürmern die (geschwärzte) Neurochordwand Varicositäten besitzt oder solcher entbehrt, je nachdem man das Stück in schlaffem oder gespanntem Zustande fixirt hat. Mir waren in meiner Regenwurmarbeit diese Dinge entgangen, weil ich regelmäßig für eine Spannung der Stücke Sorge getragen hatte.

Um es noch einmal kurz zu wiederholen: Die Scheide der Neurochorde von *Mastobranchus* besteht wenigstens zum größten Theile aus einer dem Mark der Wirbelthiernervenfasern sehr nahe stehenden Materie.

Inhaltsmasse der Neurochorde.

Es ist dies jene Masse, die Eisig als »nahezu wässrige Flüssigkeit« definirt. Die Untersuchung in frischem Zustande gab darüber wenig Aufschlüsse. Daraus, dass im optischen Schnitt die innere Grenze der Neurochordscheide deutlich sichtbar ist, geht zunächst hervor, dass der Inhalt ein anderes, geringeres Lichtbrechungsvermögen besitzt; ein Hervortreten desselben aus Rissenden habe ich aber nicht beobachtet, wohl schon desshalb, weil an jenen, wie hinlänglich beschrieben, die Neurochordscheide zusammenschnurrt. Durch Erhitzen etwa bis zum Siedepunkt des Wassers, sowie durch Einwirkung von Alk. absol. wird eine deutliche Trübung des vorher ganz durchsichtigen Neurochords hervorgerufen (Fig. 7); ich bin geneigt, dieselbe auf Gerinnung des Inhalts zurückzuführen. Concentrirte wässerige Sublimatlösung ruft zunächst auffallenderweise keine Trübung hervor; bei Liegenlassen über Nacht war sie aber doch schließlich eingetreten; es erklärte sich diese Erscheinung ungezwungen durch die Annahme, dass die Scheide für wässerige Flüssigkeiten schwer durchlässig ist, eine Annahme, die dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass die Masse der Scheide ja im Wasser Tropfen bildet. Weit bestimmtere Resultate erhielt ich durch Schnittpräparate. Auch hier muss ich Eisig bekämpfen. Er sagt: »In conservirtem Zustande erscheinen sie daher [die Neurochorde], abgesehen von einzelnen feinkörnigen Flocken, stets durchaus leer« (pag. 458). Das ist nun zwar für Schnitte von Alkoholpräparaten, mit denen Eisig vorzugsweise oder ausschließlich arbeitete, nicht unrichtig, für anders gehärtete Stücke aber unbedingt falsch, jedoch für die Auffassung und Deutung des ganzen Organs, wie ich glaube, verhängnisvoll. Vorgreifend bemerke ich, um die Sache zu illustriren, dass ein auf Eisig'sche Weise gehärtetes Stückchen eines Wirbelthiernerven (Kröten-Ischiadicus) an Stelle der Achsencylinder großentheils Hohlräume zeigte, theils ganz mannigfach geschrumpfte kleine »Gerinnsel«. Wollte man daraus den entsprechenden Schluss ziehen, wie es Eisig betreffs des Neurochordinhalts that, so müsste man den aller Wahrscheinlichkeit nach wenigstens wesentlichsten Theil des Wirbelthiernerven als functionell unwichtige »nahezu wässerige« Flüssigkeit ausgeben. Halb oder auch ganz flüssig mag ja der Achsencylinder der Wirbelthiernervenfaser sowohl wie der Neurochordinhalt

thatsächlich sein (es fehlt nicht an Vertretern dieser Meinung!): man sieht aber hieraus weiter nichts, als dass eventuell sehr wasserreiche und daher vielleicht mehr flüssige Massen sehr wichtige Lebensfunctionen ausüben können. Ehe ich auf meine Befunde eingehe, will ich kurz auf einige Quellen von Irrthümern in dieser Beziehung aufmerksam machen. Die Meinung, die Neurochorde (oder vielmehr ihre Querschnitte) seien leer, kann nämlich auf verschiedene Weise entstehen: 1) man hat ein Härtungsmittel angewendet, welches den Inhalt nicht conservirt (eventuell weil es durch die Markscheide schlecht eindringen kann); 2) kann die Inhaltsmasse sehr stark geschrumpft sein, der Wandung anliegen und dann leicht übersehen werden, namentlich wenn sie nicht gefärbt ist; 3) kann dieselbe zwar sehr wohl erhalten sein, das ganze Lumen ausfüllen und dabei doch den Eindruck machen, als ob das Lumen leer wäre, wenn nur die Inhaltsmasse völlig homogen und ganz ungefärbt ist. In letzterem Falle kann man noch nachträglich, d. h. nach Anfertigung der Schnitte entscheiden, ob es sich um einen Hohlraum, ob um eine homogene Masse handelt, indem man die Schnitte nach der unter anderen in meiner Regenwurmarbeit angeführten Methode mit Pikrinsäure in Xylol oder auch mit Eosin oder Säurefuchsin behandelt, wobei das Lumen der Neurochorde eventuell diese Farben annimmt.

Im Folgenden gebe ich nunmehr zunächst die Beschreibung der bei den verschiedenen Methoden sich einstellenden Bilder. Mit Alkohol gehärtete Stücke (Dr. Eisig gestattete mir freundlichst, seine auf diese Weise hergestellten Präparate durchzusehen) zeigen im Lumen der Neurochordquerschnitte mannigfach geformte, augenscheinlich colossal geschrumpfte, in der Regel excentrisch liegende, mit den gewöhnlichen Färbemethoden sich nicht oder doch kaum färbende Gerinnsel. Viele Querschnitte erscheinen sogar ganz leer. Ähnliches gilt für Stücke, die in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet wurden. Besser ist die Erhaltung an Chromsäure-Präparaten — abgesehen von starken Schrumpfungen. Sublimat (Sol. Subl. conc. und Alkohol 70% zu gleichen Theilen) lässt die ganze Inhaltsmasse zu einem soliden homogenen Cylinder erstarren, freilich auch nicht ganz ohne Schrumpfung. Osmiumpräparate endlich zeigen in der Regel (stellenweise ist Zerstörung eingetreten) eine homogene Masse, die meist das ganze Lumen ausfüllt. Was die Färbbarkeit dieser Masse, beziehungsweise ihrer Überreste anbelangt, so bleibt sie an Carmin- oder Hämatoxylinpräparaten, wenigstens

nach ordentlichem Ausziehen des Farbstoffes, ganz oder fast farblos (beobachtet an Alkohol- und Sublimat-Alkoholpräparaten). Mit Chromsäure erhärtete und nach Weigert's Grünspan-Hämatoxylin-Methode gefärbte Stücke zeigen eine bräunlichgelbe Färbung der Masse. Mit Sublimat-Alkohol gehärtete und nach Apathy's Methode gefärbte Präparate lassen eine sehr deutliche bläulichgraue Färbung der zu einem soliden Stabe erstarrten und nicht allzu stark geschrumpften Masse erkennen. Solche Präparate sind besonders geeignet, die Meinung zu widerlegen, das Innere der Neurochorde sei leer. An Osmiumpräparaten endlich erreichte ich eine sehr intensive Färbung der Masse — d. h. natürlich da, wo sie erhalten war — durch Säurefuchsin. Man kann sowohl die mit Eiweiß aufgeklebten (Paraffin-) Schnitte färben, als auch die Stücke in toto nach Auswaschen der Osmiumsäure mit oder ohne vorhergehende Nachhärtung in 90%igem Alkohol auf 12—24 Stunden in concentrirte wässerige Lösung von Säurefuchsin legen, eben so lange etwa in Alk. absol. auswaschen, dann einbetten und schneiden. Die zwar nicht überall, aber an weitaus den meisten Stellen erhaltene Inhaltsmasse ist dann intensiv roth gefärbt.

Das Augenmerk richtete sich nun auf die Frage nach einer etwaigen Structur dieser Inhaltsmasse. Alle, mit Ausnahme der Osmiumpräparate, ließen gar nichts Derartiges erkennen. An letzteren jedoch glaubte ich mitunter an dünnsten Schnitten und bei sehr starker Vergrößerung (Zeiss $^1/_{12}$) auf Querschnitten eine feine Körnelung, auf Längsschnitten ein äußerst fein längsgestricheltes Aussehen wahrnehmen zu können, an der äußersten Grenze der Sichtbarkeit liegend: stellenweise außerdem dunkelroth gefärbte, regellos zur Längsachse orientirte, kurze und feine Stäbchen. Ich berichte dies nur der Vollständigkeit wegen, obwohl ich glaube, dass es sich lediglich um Gebilde handelt, die einer ungleichmäßigen Gerinnung oder auch mehr oder weniger weit gegangenen Zerstörungsprocessen ihre Entstehung verdanken. Ausdrücklich bemerke ich, dass es mir nie gelang, etwa irgendwie unzweideutige Spuren fibrillärer Structur oder gar deutlich wahrnehmbare Fibrillen zu sehen; eben so wenig Andeutungen einer etwa vorhandenen Gerüstsubstanz. Doch fallen diese negativen Beobachtungen an *Mastobranchus* weniger ins Gewicht, als später zu beschreibende Versuche mit anderen Thieren, weil ich nämlich technischer Schwierigkeiten halber die ganzen *Mastobranchus* in OsO_4 härtete, während ich bei den anderen Objecten ihrer beträchtlicheren Größe halber ohne Schwierigkeit den freigelegten Bauchstrang allein behandeln konnte.

Endlich will ich noch erwähnen, dass mitunter auch an OsO_4-Präparaten die Masse leicht geschrumpft ist, sich daher von der Wand stellenweise zurückgezogen hat und dann an eben diesen Stellen den Eindruck erweckt, als ob sie mit einer äußerst feinen separaten Scheide bekleidet wäre, welche sich auf dem Querschnitt als ein etwas dunkler gefärbter, feiner Contour darstellt. — Wir können nach alledem sagen, dass die Inhaltsmasse der Neurochorde von *Mastobranchus* eine durch Alkohol, Sublimat, Erhitzen etc. gerinnbare, sehr leicht schrumpfende und daher wohl sehr wasserreiche, allem Anschein nach plasmatische Masse ist, in welcher eine Structur mit irgend welcher Wahrscheinlichkeit nachzuweisen mir wenigstens nicht gelungen ist.

Verlauf der Neurochorde.

Nachdem wir so die Eigenschaften der nervenmarkartigen Neurochordscheide und der plasmatischen Inhaltsmasse kennen gelernt haben, gehe ich zur Schilderung des Verlaufs der Neurochorde über. Leider muss ich hier eine Hauptfrage unbeantwortet lassen, nämlich die Frage nach der Art und Weise, wie und wo die Neurochorde eigentlich vorn und hinten enden. Der Grund der Schwierigkeit ist insbesondere folgender. Während in ihrem übrigen Verlaufe die Neurochorde (bis auf später zu besprechende Stellen) einen sehr bedeutenden Durchmesser besitzen und an Schnittserien von Osmiumpräparaten wegen der intensiven Schwärzung ihrer Scheiden unschwer zu verfolgen sind, ist dies an den vorderen und hinteren Enden beides nicht der Fall. Die Neurochorde werden dort sehr eng, ihre Markscheide äußerst dünn, um schließlich überhaupt nicht mehr recht wahrnehmbar zu sein. Bei anderen als Osmiumpräparaten liegt die Sache noch ungünstiger. So weit ich aber bei diesen Schwierigkeiten die Sache an Schnittserien beobachtet habe, scheinen die *Mastobranchus*-Neurochorde vorn und hinten fein zugespitzt blind zu enden. Ich sage »scheinen«, da die gleiche Angabe früher für *Lumbricus* u. a. von Vignal gemacht wurde, und ich dieselbe selbst als nicht ganz zutreffend nachweisen konnte. Abgesehen von dieser bedauerlichen Lücke habe ich nun in Betreff des Verlaufes der Neurochorde die Eisig'sche Darstellung in mehreren Punkten zu ergänzen. In den ersten etwa 12 Segmenten wenigstens befindet sich nur ein Neurochord; weiter nach hinten, etwa vom 13. an (ich habe den Ort nicht genauer bestimmt) deren drei. Ersteres liegt überall

in der Medianebene, die beiden anderen im Allgemeinen symmetrisch lateral. Schon in den vorderen etwa 12 Segmenten, d. h. im Thorax, liegt das dort allein vorhandene mediane Neurochord bald dorsal, bald ventral. An 2 Schnittserien beobachtete ich ziemlich übereinstimmend, dass (das Unterschlundganglion als erstes Ganglion, die darauf folgende Commissur als erste Längscommissur bezeichnet etc.) das Neurochord nur in der 3., 4., und 5. Längscommissur auf die Ventralseite herabsteigt, sonst aber (in allen Ganglien und der 1., 2., 6. bis 11. Längscommissur) in diesen vorderen Segmenten (wo es das einzige ist) seine dorsale Lage constant beibehält. Ob dieser Verlauf bei allen Exemplaren unabänderlich derselbe ist, wage ich nach Beobachtung an nur zwei Schnittserien nicht zu behaupten. Ganz regelmäßig findet man jedoch in jedem Ganglion, auch in den vorderen, eine bestimmte Stelle, an welcher der Durchmesser des einen, beziehungsweise der drei Neurochorde, außerordentlich viel geringer ist als sonst. Ich bezeichne diese merkwürdigen Stellen, die uns noch weiter beschäftigen werden, fortan als segmentale Einschnürungen. Noch auffallender wird dies Verhältnis im Abdomen, weil dort der Durchmesser der Neurochorde größer ist, als im Thorax. Betrachten wir zunächst den Anfangstheil des Abdomens. Ich präparirte den betreffenden Theil des Bauchstranges heraus, breitete ihn auf einem Deckglase, wie oben angegeben, aus etc. Schon dann sieht man die gleich zu besprechende Anordnung der Neurochorde; noch deutlicher aber, nachdem man dieselben durch ganz kurze Einwirkung ($^1/_2$—1 Minute) von Osmiumsäuredämpfen geschwärzt und nach Behandlung mit Alkohol und Creosot in Balsam eingeschlossen hat. (Nach einem solchen Präparat wurde Fig. 26 gezeichnet.) Die beiden lateralen Neurochorde verlaufen überall dorsal, das mediane dagegen in den Längscommissuren ventral: vorn und hinten in jedem Ganglion steigt es allmählich unter geringer Abnahme des Durchmessers gleichfalls auf die Dorsalseite; dort angekommen, reducirt es sich ziemlich schnell auf einen geringen Bruchtheil seines früheren Durchmessers; an derselben Stelle befindet sich auch die segmentale Einschnürung der lateralen Neurochorde. An diesen Stellen also, die etwas hinter der Mitte des Ganglions liegen, verlaufen die drei Neurochorde eine Strecke weit neben einander und sehr erheblich verjüngt auf der Dorsalseite, während sonst das mediane Neurochord ventral liegt. So weit meine Beobachtungen reichen, ist die Anordnung in den hinteren Theilen des Abdomens nur in so fern anders,

als in den Längscommissuren besonders die lateralen Neurochorde einen noch bedeutenderen Durchmesser annehmen, daher nicht mehr neben einander Platz haben, sondern mehr unter einander liegen (Fig. 15). Die segmentalen Einschnürungen dagegen zeigen hier wie dort den gleichen Bau.

Schon an ganz frischen, besser an mit Pikrocarmin nachgefärbten Osmiumdampfpräparaten, jedenfalls schon ohne Anwendung der Schnittmethode, sieht man in der ventralen Ganglienzelllage einige der »Neurochordzellen« hervorschimmern (ich schließe mich Eisig's Nomenclatur ihrer Kürze und Bequemlichkeit halber so weit als möglich an). In fast allen zur Beobachtung gelangten Ganglien sah ich — es ist dies daher wohl kein Zufall — dass gerade auf dem Niveau der segmentalen Einschnürung sich zwei hinter einander liegende, besonders große und auffallende Neurochordzellen befinden. Sie sind nicht die einzigen; weiter vorn im Ganglion liegen jedenfalls noch einige nur wenig kleinere.

Verfolgen wir nun die Sache an Schnittserien (Osmiumpräparate auch für diese Zwecke bei Weitem vorzuziehen). In den Schnitten durch die Längscommissuren erblickt man, wenn man die vorderen Abdomentheile gewählt hat, die schon angegebene Anordnung; das hier stärker als die beiden anderen entwickelte mediane Neurochord ventral, die lateralen dorsal (cf. Fig. 14 und 16). In Schnitten aus den hinteren Abdomenpartien liegen die nunmehr alle drei ziemlich gleich starken Neurochorde mehr unregelmäßig eines unter dem anderen (Fig. 15). Verfolgen wir nun die Serie durch ein Ganglion, so sehen wir, wie das mediane Neurochord unter Anfangs nur geringer Verjüngung auf die Dorsalseite steigt. Kurz bevor es dort angekommen ist, verjüngt sich sowohl dieses, als auch die lateralen fast plötzlich, um nun eine Strecke weit mit ziemlich gleich bleibendem, verhältnismäßig sehr geringem Kaliber zwischen den beiden lateralen auf der Dorsalseite zu verlaufen. Was schon an Totopräparaten sichtbar war, ist hier noch deutlicher. Die segmentale Einschnürung ist keine ringförmige, sondern eine cylindrische; d. h. nachdem die Neurochorde ihren Durchmesser reducirt haben, verbreitern sie sich nicht sofort wieder, sondern behalten diesen ihren geringen Durchmesser eine kleine Strecke weit bei. Die segmentalen Einschnürungen, welche als solche Eisig entgangen zu sein scheinen, haben noch gewisse, sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. So ist die Markscheide entsprechend dem geringeren

Durchmesser des Ganzen schwächer entwickelt; ja man findet auf lückenlosen Serien anscheinend regelmäßig einige wenige auf einander folgende Schnitte, auf denen das mit OsO_4 sich schwärzende Mark fehlt. Ich wage nicht zu entscheiden, ob dieses Verhalten ganz dem natürlichen Zustande entspricht, oder ob nicht vielleicht das Mark post mortem vor eingetretener genügender Härtung dort sich etwas zurückgezogen hat. Das Niveau der Unterbrechungsstelle der Markscheide ist für das mediane Neurochord einer- und für die lateralen anderseits nicht ganz genau das gleiche. Wichtig ist aber für die ganze Auffassung der Markscheide die Beobachtung, dass an den betreffenden Stellen, wo die Markscheide als solche unterbrochen ist, trotzdem eine Hülle der Neurochorde nicht ganz fehlt. An Stelle des durch OsO_4 geschwärzten Markes sieht man nämlich ein concentrisch angeordnetes, nur leicht gebräuntes Maschenwerk. Da nun kaum anzunehmen ist, dass dieses nur ein »Aufspaltungsproduct«, eine Myelinformation ist (dann hätte es sich doch durch OsO_4 schwärzen sollen, auch wäre dann die Regelmäßigkeit des Auftretens von Aufspaltungen gerade an dieser Stelle schwer verständlich); da ferner kaum anzunehmen ist, dass jenes Maschenwerk nur hier vorhanden sein und an anderen Stellen fehlen sollte, sondern es mir wahrscheinlicher vorkommt, dass es an anderen Stellen durch das Mark nur maskirt ist: so glaube ich, dass dieses Verhalten für die Präexistenz eines Stützgerüstes in der ganzen Markscheide spricht (cf. pag. 224), eben so wie das Vorkommen von Zellkernen. Für sichere Beweise halte ich freilich beide Facta nicht.

Die segmentalen Einschnürungen sind nun auch die Stellen, an denen die Fortsätze der Neurochordzellen eintreten. Zwar ist es mir nicht gelungen, direct Zelle, Fortsatz und Eintritt desselben ins Neurochord zu verfolgen. Bei der Kleinheit des Objectes wäre dies aber auch nur bei einem besonders glücklich geführten Schnitt möglich; dass indessen die Fortsätze der Zellen wirklich in die Neurochorde eintreten, darüber kann wohl nicht der allergeringste Zweifel herrschen. Erstens liegen die Neurochordzellen gerade an den betreffenden Stellen; zweitens begeben sich regelmäßig ihre Fortsätze in die Gegend der Neurochorde, dorsalwärts; drittens befinden sich ebendort Öffnungen der Neurochordscheiden; viertens endlich spricht die Analogie speciell mit *Lumbricus* unzweideutig dafür. Nach alledem ist die Frage nicht die, ob überhaupt, sondern auf welche Weise im Speciellen der Eintritt erfolgt. Da

will ich nun mittheilen, dass ich auf mehreren Schnittserien Bilder gesehen habe, welche dafür sprechen, dass die Sachen ähnlich liegen, wie bei *Lumbricus*: insbesondere anscheinende Quercommissuren zwischen den beiden lateralen Neurochorden (Fig. 20). Die Neurochordzellen bleiben bei Osmiumsäurebehandlung relativ hell, wenn auch der Farbenunterschied weniger erheblich ist, als bei *Lumbricus*. Beiläufig theile ich mit, dass dies auch für die riesigen Ganglienzellen von *Amphioxus* gilt, wie ich auf einem Präparat eines anderen Herrn sah. Die Neurochordzellen von *Mastobranchus* liegen näher der Medianebene, als die von *Lumbricus*. Für die beim Regenwurm von mir in einem Falle wenigstens mit Sicherheit constatirte Bipolarität zeigten sich auch bei *Mastobranchus* Andeutungen. Im Allgemeinen sind diese Verhältnisse hier noch schwerer festzustellen als bei *Lumbricus*, schon wegen der geringeren absoluten Größe der betreffenden Theile.

Bemerkenswerth ist noch die Thatsache, dass die Inhaltsmasse der Neurochorde sich an den segmentalen Einschnürungen und in ihrer Nähe besser erhält, beziehungsweise dunkler färbt, als an anderen Orten; dort ist dieselbe z. B. bei OsO_4-Behandlung immer erhalten, ja sogar leicht bräunlich gefärbt. Es erklärt sich dies sehr einfach durch die Überlegung, dass an diesen Stellen wegen der geringeren Dicke beziehungsweise Unterbrechung der Markscheide die erhärtenden und färbenden Flüssigkeiten besser eindringen können, als anderswo. Namentlich wird bei OsO_4-Behandlung an den Stellen mit entwickelter Markscheide ein großer Theil des Reagens durch diese gebunden, ehe er auf den Inhalt wirken kann. In ähnlicher Weise erklärt sich die von mir bereits früher angegebene bessere Erhaltung des Inhalts der Regenwurmneurochorde an den verjüngten und mit schwächeren Scheiden versehenen Vorder- und Hinterenden. Legen wir nun das Verhalten des Neurochordinhaltes an den segmentalen Einschnürungen zu Grunde, so lässt sich der wichtige Satz aussprechen: Der Neurochordinhalt ist die unmittelbare Fortsetzung der Ausläufer der Neurochordzellen und stimmt mit diesen — so weit meine Beobachtungen reichen — in seinem ganzen Verhalten überein.

Silberbilder.

Die Besprechung der durch Behandlung mit Silbernitrat erhaltenen Bilder habe ich mir bis hier aufgespart, da ihr Verständnis die Kenntnis des bisher Mitgetheilten voraussetzt; weitere Auf-

schlüsse über die Structur der Neurochorde habe ich zwar durch dieselben kaum erhalten, wohl aber besitzen die Resultate ein anderweitiges Interesse. Was zunächst die Technik anlangt, so ist es natürlich nothwendig, vorerst die Chloride auszuwaschen. Zu diesem Zwecke ließ ich über ein auf dem Objectträger ausgebreitetes Stückchen Bauchstrang etwa 1 Minute hindurch verdünnte Salpetersäure fließen (HNO_3 vom specifischen Gewicht 1,20 mit 3 Theilen Aqua dest. verdünnt). Es hat diese Flüssigkeit vor Aqua dest. unter Anderem den Vorzug, dass sie die Haemolymphe sofort zum Gerinnen bringt, das Stück Bauchstrang dadurch an die Glasplatte anklebt und so dem lästigen, sonst eintretenden Zusammenschnurren des Organs vorbeugt. Die Silberreaction wird dadurch aber in keiner Weise beeinträchtigt. Sind die Chloride ordentlich ausgewaschen, so giebt man einige Tropfen von 0,75%iger Höllensteinlösung auf das Präparat und lässt es nun einige Zeit in der feuchten Kammer stehen. Die Silberreaction tritt bald als bräunliche Färbung, bald als Niederschlag feinster Körnchen zu Tage. Die gewonnenen Präparate lassen sich nach Auswaschen des Silbers sowohl in Glycerin als auch in Balsam (letzterer ist vorzuziehen wegen größerer Durchsichtigkeit) wenigstens eine Zeit lang conserviren. Der Silberniederschlag betrifft 1) die Neurochordscheide, 2) den Inhalt. Oft nimmt die ganze Neurochordscheide einen leicht bräunlichen Ton an. Ferner bildet sich mitunter sowohl an der äußeren wie an der inneren Oberfläche des Rohres ein in der Regel ganz feinkörniger Niederschlag, der in seiner Gesammtheit im optischen Querschnitt die äußeren und inneren Contouren der Scheide als feine dunkle Linien hervortreten lässt. Ganz ausnahmslos aber bildet sich ein dunkelschwarzer undurchsichtiger Niederschlag an den segmentalen Einschnürungen, und zwar zu beiden Seiten, d. h. an den Stellen, wo die Verjüngung der Neurochorde am schnellsten vor sich geht. Der mittlere Theil der segmentalen Einschnürung, in dem die Dicke der verjüngten Neurochorde sich gleich bleibt, ist frei vom Silberniederschlag (Fig. 24). Für die Beurtheilung der Bedeutung dieses Silberniederschlags ist die Thatsache von Werth, dass sich ein ganz gleicher Niederschlag an den Stellen bildet, wo zufällig ein Neurochord abgerissen und in bekannter Weise zusammengeschnurrt ist. Den Schlüssel zum Verständnis der ganzen Erscheinung scheint mir Boveri's Annahme zu liefern, wonach ein Silberniederschlag überall da auftritt, wo Gewebselemente in einem gewissen innigen Contact stehen. Um welche Gewebstheile kann es sich hier aber handeln? Um Theilchen der

Neurochordscheide, die mit anderen Theilchen derselben sich eng berühren. Das ist sicher der Fall an einem zusammengeschnurrten Rissende, wo eine Menge einander berührender Falten und Varicositäten entstehen. Solche habe ich nun zwar nicht direct an den segmentalen Einschnürungen beobachtet (höchstens habe ich gesehen, dass auf Querschnittserien von OsO_4-Präparaten gerade dort die Bläschen und Varicositäten etc. besonders häufig sind), aber es ist leicht einzusehen, dass an allen Stellen eines röhrenförmigen Gebildes, wo dieses seinen Durchmesser plötzlich ändert, die Neigung zur Bildung wenn auch sehr kleiner Fältchen und Varicositäten in den Wandungen leichter vorhanden sein wird als an anderen Stellen. Dies würde aber den Silberniederschlag sehr befriedigend erklären. Vielleicht verdankt auch der oben angeführte, viel schwächere und nicht immer deutliche Niederschlag auf der ganzen inneren und äußeren Oberfläche der Neurochordscheide lediglich feinsten Spalten oder kleinsten, einander berührenden Unebenheiten sein Dasein. So viel über die Arten des an der Neurochordscheide sich einstellenden Niederschlages.

Die Inhaltsmasse ist bei der angewandten Behandlungsweise erstarrt und stark geschrumpft, so dass sie zwischen sich und der Scheide einen beträchtlichen Raum frei lässt; sie stellt (wo sie nicht in der gleich zu beschreibenden Weise durch das Silber gefärbt ist) einen meist excentrisch liegenden, äußerst blassen, an vielen Stellen kaum oder nicht sichtbaren, in Balsam ganz unsichtbar werdenden Stab dar. Eine Färbung derselben tritt nun, so weit meine Beobachtungen reichen, fast ausschließlich an Stellen auf, an denen die Markscheide eine natürliche oder künstliche Unterbrechung oder Verdünnung besitzt, wohl aus dem Grunde, weil an diesen Stellen die Silberlösung besser eindringen kann.

Solche Stellen sind z. B. die segmentalen Einschnürungen, namentlich wenn durch übermäßige Dehnung der mittlere Theil derselben zerrissen ist (Fig. 25). Aber auch alle beliebigen anderen Stellen, wo durch starke Zerrung bei der Präparation das Neurochord dem Zerreißen nahe kam und sich verschmälert hat (wenn man ein Neurochord durch langsam anwachsenden Zug zerreißt, so sieht man mitunter an der künftigen Rissstelle schon lange vor dem Eintritt des Zerreißens eine Verjüngung, jedenfalls mit Verdünnung der Markscheide verbunden), oder wo wirkliche Zerreißungen eingetreten sind, können den Ausgangspunkt für die Silberreaction bilden. Von den bezeichneten Stellen nimmt also die Silberfärbung ihren

Ausgang, um sich nach einer oder nach beiden Seiten eine Strecke weit mit schneller oder langsamer abnehmender Intensität fortzusetzen. Eigentliche Rissenden haben vor den durch Zerrung nur erst verjüngten Stellen den Nachtheil, dass an der Rissstelle selbst Alles durch den reichlichen Niederschlag in der zusammengeschnurrten Scheide vollständig verdeckt zu sein pflegt. Die Niederschläge, welche also auf oder in der Inhaltsmasse sich bilden, sind durchaus nicht an allen Stellen zu sehen. Sie sind zweierlei Art. Erstens bildet sich auf der Oberfläche des Cylinders mitunter ein äußerst feiner Niederschlag, der alsdann auf dem optischen Schnitt den Contour der Inhaltsmasse als sehr feine schwarze Linie hervortreten lässt (Fig. 23). Zweitens aber findet sich häufig eine sehr auffallende Querstreifung der Inhaltsmasse. Dieselbe ist in diesen Fällen meist leicht gebräunt und daher als solche gut zu erkennen. In derselben sieht man nun abwechselnd hellere und dunklere Partien, welch letztere mitunter mit feinkörnigem Silberniederschlag durchsetzt sind. Das Ganze ist ohne Zweifel dasselbe Phänomen, welches in der Wirbelthiernerven-Litteratur längst unter dem Namen »Frommann-sche Linien« bekannt ist. Ich halte dasselbe mit Boveri für eine rein physikalisch-chemische Erscheinung, die als solche gewiss gar nicht ohne Interesse ist, mit einer präformirten Structur der Inhaltsmasse (bei den Wirbelthiernerven gewöhnlich Achsencylinder genannt) aber gar nichts zu thun hat. Betreffs der Wahrscheinlichkeitsgründe für diese Ansicht verweise ich auf Boveri's Schrift und will hier nur hervorheben, dass die für diese Frage in Betracht kommenden Thatsachen in vollem Umfange auch für die *Mastobranchus*-Neurochorde gelten: die Erscheinung geht regelmäßig, wie angeführt, von Stellen aus, an denen die Markscheide unterbrochen oder verdünnt ist; an der Anfangsstelle sind die Linien besonders deutlich, schmal und dicht gedrängt: je weiter von der Rissstelle entfernt, um so breiter, weitläufiger und verwaschener werden sie (Fig. 23 u. 25).

Beiläufig eine kleine Schlussfolgerung betreffs der Schrift M. Joseph's. Da die neuerdings von diesem Autor beschriebene, gleichfalls durch Silbernitrat erhaltene Querstreifung des Achsencylinders trotz ihrer größeren Regelmäßigkeit im Grunde mit den Frommann-schen Linien und auch mit der soeben beschriebenen Erscheinung an den Neurochorden identisch sein dürfte; da diese hier aber mit größter Wahrscheinlichkeit mit der Structur der Inhaltsmasse nichts zu thun hat, so gilt das auch sehr wahrscheinlich für die von Joseph beschriebene Querstreifung: die Joseph'sche Ansicht hierüber

halte ich mithin für wahrscheinlich irrig. Hervorheben will ich endlich, dass ich auch an Silberpräparaten niemals »Fibrillen« oder Ähnliches gesehen habe.

Zur Übersicht gebe ich ein kurzes Résumé der bisher gewonnenen Resultate:

1) Die Neurochorde von *Mastobranchus*, drei an Zahl, sind röhrenförmige Gebilde, an denen man naturgemäß die Scheide und den Inhalt zu unterscheiden hat.

2) Die Scheide besteht vorwiegend wenigstens aus einer (nach PERTIK's Nomenclatur) myelinogenen oder nervenmarkähnlichen Substanz; ob außerdem eine Gerüstsubstanz vorhanden ist, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, doch halte ich es für einigermaßen wahrscheinlich (zum Theil aus erst später ersichtlichen Gründen). Die unter Umständen sich einstellenden Falten und Varicositäten dieser Scheide, sowie die unter zahlreichen Bedingungen auftretenden, gleichfalls der die Scheide bildenden myelinogenen Masse ihre Entstehung verdankenden Myelinformationen waren es, welche von EISIG fälschlicherweise auf den Inhalt bezogen, für degenerirte Nervenfasern gehalten wurden und hauptsächlich zur Aufstellung seiner Degenerationshypothese geführt haben.

3) Der Inhalt der Neurochorde von *Mastobranchus* ist eine plasmatische, äußerst wasserreiche, daher schwer conservirbare, sehr leicht bei Anwendung der üblichen Härtungsmittel und oft außerordentlich stark schrumpfende Substanz, an der ich eine feinere Structur mit auch nur einigermaßen befriedigender Sicherheit wahrzunehmen außer Stande war. Sie erweist sich als die Fortsetzung der Ausläufer großer, in den Bauchstrangsganglien liegender Zellen (von EISIG Neurochordzellen genannt), welche ihre Fortsätze an gewissen verengerten Stellen der Neurochorde (von mir als segmentale Einschnürungen bezeichnet) in deren Lumen hineinsenden.

II. Theil.

Deutung der Neurochorde von Mastobranchus; Vergleiche; Schlussfolgerungen. Markhaltige Nervenfasern wirbelloser Thiere.

Im Vorhergehenden habe ich meine Beobachtungen über die Neurochorde von *Mastobranchus* möglichst objectiv vorgetragen, die Beschreibung der Myelinformationen vielleicht sehr ausführlich; ich hielt dies jedoch für nöthig, weil gerade sie es waren, welche Eisig irre führten und weil, wie wir sehen werden, der Sache eine weit allgemeinere Bedeutung zukommt, in so fern derselbe Irrthum in Bezug auf ähnliche Organe von einer ganzen Reihe von anderen Forschern begangen worden ist. Ich komme nunmehr zu der Hauptfrage: Was sind denn nun eigentlich die Neurochorde von *Mastobranchus*? Welche Function haben sie? Gerade in dieser Frage sind nicht nur ganz entgegengesetzte Vermuthungen ausgesprochen worden, sondern diese einander direct widersprechenden Behauptungen sind auch mit einer Bestimmtheit von den verschiedenen Forschern vertreten worden, die Jeden zur äußersten Vorsicht mahnen muss. Vielfach begegnet man Ausdrücken wie »endgültig entschieden«, »zweifellos« etc.; da es sich aber um drei verschiedene nicht vereinbare Auffassungen handelt (»keine Nerven«, »Nerven«, »degenerirte Nerven«), so müssen, trotz der Festigkeit der subjectiven Meinung, mindestens zwei Parteien im Unrecht sein. Wie ich glaube, erklärt sich diese Erscheinung zum größten Theil aus der Schwierigkeit, überhaupt auf Fragen nach der Function histologischer Elemente eine sichere Antwort zu ertheilen. Ganze Organe können wir dem physiologischen Experiment unterwerfen; bei histologischen Elementen scheitert dies an technischen Schwierigkeiten. Von einzelnen Ausnahmen abgesehen, sind wir in solchen Fragen eigentlich lediglich auf Analogien angewiesen. Die Function eines Organs sei durch das physiologische Experiment ergründet; finden wir nun dieses Organ aus wohl charakterisirten histologischen Elementen zusammengesesetzt, die sich immer in diesem, nicht aber in anderen Organen finden, dann haben wir das Recht, diese Elemente mit der Function des Organs in Beziehung zu bringen. Wenden wir diese Überlegung auf die Neurochorde an, speciell für die Frage, ob es nervöse Organe sind oder nicht, so kommt Alles

darauf an, zunächst einmal festzustellen, wie denn eigentlich wirkliche, unzweifelhafte Nervenelemente aussehen, und zwar in unserem Falle die Nervenelemente wirbelloser Thiere, insbesondere der Anneliden oder ihnen einigermaßen nahestehender Thiergruppen. Leider herrscht gerade hier eine arge Verwirrung; eine Auseinandersetzung aller verschiedenen Meinungen würde einen unverhältnismäßigen Platz beanspruchen. Auch kann ich glücklicherweise in dieser Beziehung auf Nansen's Schrift verweisen. Ein kurzes Eingehen auf die hauptsächlichsten Anschauungen und Streitfragen ist aber zum Verständnis des Folgenden nothwendig, wobei ich zu entschuldigen bitte, wenn ich der Kürze wegen nicht auf jeden Autor mit der vielleicht geziemenden Genauigkeit eingehe. Es handelt sich vornehmlich um zwei fundamentale Fragen, von denen die erste an die Structur der sogenannten »Punktsubstanz« anknüpft. Schon bei der Vorfrage, wie denn eigentlich diese berühmte »Punktsubstanz« thatsächlich aussehe, oder vielmehr, welche Meinung hierüber die herrschende sei, stoßen wir auf große Schwierigkeiten. Doch sind die Meisten wohl darüber jetzt einig (Rohde z. B. ist als entschiedener Gegner dieser Ansicht anzuführen), dass wenigstens auf Querschnitten der die Punktsubstanz enthaltenden Organe ein Netzwerk oder Maschenwerk zu sehen ist. Dieses Maschenwerk aber ist der Ausgangspunkt der ersten Streitfrage. Bei einem Netzwerk ist zu unterscheiden zwischen den Maschenräumen und den diese begrenzenden Fäden, wie ich mich der Bequemlichkeit wegen ausdrücken will. Die Einen halten nun die Fäden für das eigentlich nervöse, die Anderen den Inhalt der Maschenräume. Augenblicklich ist Hauptvertreter der ersteren Ansicht unter Anderen Eisig: Nansen im Anschluss an Leydig derjenige der zweiten. Die Eisig'sche Partei, wenn man so sagen darf, erblickt in den Fäden »Nervenfibrillen«, in dem Inhalt der Maschenräume außer »Körnern und Excretbläschen« »eine nicht näher zu definirende, gerinnbare Flüssigkeit (Plasma)« (Eisig, pag. 473). Die Nansen'sche Partei hingegen hält die Fäden des anscheinenden Netzwerkes für den Ausdruck des Querschnittes der Wandungen von Röhren, die Maschenräume für denjenigen des Inhalts jener Röhren: und zwar letzteren für den Träger der nervösen Function, während erstere, d. h. die Röhrenwandungen beziehungsweise bei Querschnittsbildern die anscheinenden Fäden des Netzwerkes nur eine Stützsubstanz darstellen. Demgemäß stellt im Großen und Ganzen die Eisig'sche Partei die Structurelemente

des Nervensystems sich vor als »Fibrillen«, d. h. als solide Cylinder von sehr geringer Dicke: die Nansen'sche Partei hingegen als Röhren, deren resistentere Wandung eine Stützfunction ausübt, deren weicher, wasserreicher Inhalt hingegen der Träger der nervösen Function ist.

Die erste der beiden hauptsächlichsten Streitfragen, welche entscheiden zu wollen ich nach meinen bisherigen Studien noch nicht wagen darf, habe ich nur desswegen kurz aus einander gesetzt, weil sie in unverkennbarer Weise auch auf die Neurochordfrage Einfluss gehabt hat. In der That, je ausschließlicher einer sich die nervösen Structurelemente als »Fibrillen« vorstellt, um so weniger kann er die Neurochorde als nervöse Organe oder gar als einzelne »Nervenfasern« ansehen. Wenn er aber nun durch den Zusammenhang dieser Organe mit Zellen, die er selbst für Ganglienzellen halten musste, zu der Ansicht förmlich gezwungen wird, dass die Neurochorde doch irgend etwas mit Nerven zu thun haben, so entsteht aus diesem Widerstreit irgend eine vermittelnde Ansicht; so insbesondere die Eisig's. An Trugbildern, die den verschiedensten Ansichten anscheinend ausreichende Stützen geben, ist gerade bei Neurochordpräparaten ein großer Reichthum vorhanden, wie wir oben zur Genüge gesehen haben. Wer dagegen mit Nansen das nervöse Structurelement sich unter dem Schema einer »Röhre« mit weichem Inhalt vorstellt, der braucht an der Deutung der Neurochorde als rein nervöser Organe keinen principiellen Anstoß zu nehmen. Denn die Neurochorde sind solche »Röhren«. Wie gesagt, ich will diese erste Streitfrage, die nach der Natur des Netzwerkes der Punktsubstanz, auf sich beruhen lassen. Ich kann das aber um so eher, als es wohlbekannte, von Allen als solche anerkannte, unzweifelhafte nervöse Structurelemente vom Bau einer Röhre giebt: wenn nicht bei den Anneliden, so doch bei den nicht allzu fern stehenden Arthropoden und weiterhin bei den Vertebraten. Die Nervenröhren der Krebse, der röhrige Bau der markhaltigen Wirbelthiernervenfasern sind altbekannte Dinge. Nicht »Röhre« oder »solide Cylinder«, sondern nur mehr die nähere Beschaffenheit der Wandungen und des Inhalts wird hier discutirt. Während nun aber bei der Wirbelthiernervenfaser beide, Wand und Inhalt, Gegenstand eines fast gleichmäßig intensiven Studiums waren, ist die Wand der Krebsnervenröhren bisher ganz einseitig vernachlässigt und daher die wahre Natur derselben (wenigstens z. B. von *Palaemon*) bis auf die jüngste Zeit verkannt worden, wie wir unten sehen werden.

An den Inhalt der Nervenröhren, sowohl denjenigen der Krebse als den der Wirbelthiere, knüpft die zweite Hauptstreitfrage an. In auffallender Parallelität sind für beide, Krebs- und Wirbelthiernervenröhren, drei verschiedene Ansichten aufgestellt, deren jede bis auf den heutigen Tag ihre Vertheidiger besitzt. Dieselben sind kurz definirt folgende: 1) Der Röhreninhalt ist eine homogene (»dickflüssige«, »festweiche« etc.) Masse, in der eine weitere sichtbare Differenzirung nicht besteht. 2) Das Röhreninnere enthält »Fibrillen«, oder zeigt doch wenigstens fibrilläre Structur. (Diese »Fibrillenfrage« ist nicht zu verwechseln mit dem Streit um die Punktsubstanz, bei welchem ja auch dasselbe Wort »Fibrille« eine große Rolle spielt.) 3) Das Röhreninnere enthält eine Gerüstsubstanz. Die beiden letzten Ansichten finden sich auch mit einander combinirt vor. Können wir also die erste, vorher skizzirte Hauptstreitfrage zusammenfassen in die Worte: Wie ist das anscheinende Netzwerk der sogenannten Punktsubstanz zu interpretiren?, so würde die zweite Frage etwa lauten: Hat der Inhalt der nach dem Typus einer Röhre gebauten Krebs- und markhaltigen Wirbelthiernervenfasern (bei letzteren führt bekanntlich dieser Inhalt den Namen »Achsencylinder«) eine erkennbare Structur und welcher Art ist dieselbe?

Zum Einzelnen übergehend, betrachten wir zunächst die Ansichten über die Structur des »Achsencylinders« der »markhaltigen Fasern« der Wirbelthiere. Fleischl (seine Schrift stand mir hier nicht zur Verfügung und ich referire daher nach den Angaben anderer Autoren) hält den Achsencylinder für homogen und außerdem für geradezu flüssig. Dieser Ansicht kommt ziemlich nahe Schiefferdecker. Nach diesem Forscher besitzt der Achsencylinder eine »äußerst dünne Rinde«. Der Inhalt derselben (also die Hauptmasse des Achsencylinders) »stellt wahrscheinlich eine sehr leicht bewegliche, daher mehr flüssige, stark wasserhaltige Eiweißsubstanz dar. Dass in dieser Masse Fibrillen liegen, ist dem ganzen Verhalten nach möglich, doch mir in keiner Weise wahrscheinlich geworden. Jedenfalls müssten dieselben an Masse nur einen kleinen Theil des Achsencylinders einnehmen. Bei der Berührung mit coagulirenden Flüssigkeiten schrumpft der Achsencylinder mehr oder weniger stark, mitunter sehr stark, er kann daher alle möglichen Formen annehmen« . . .

Dem gegenüber behaupten zahlreiche Forscher die fibrilläre Structur des Achsencylinders. Hier sind insbesondere M. Schultze, Kupffer, Boveri, Jacobi und Retzius zu nennen. Im Wesentlichen

sind diese Forscher darüber einig, dass der Achsencylinder der markhaltigen Fasern fibrilläre Structur besitze.

Die dritte Ansicht endlich ist bisher nur durch Joseph vertreten, der gleichfalls nach OsO_4-Härtung im Achsenraume ein sehr zartes Gerüstwerk findet, welches in continuirlichem Zusammenhang mit einem ähnlichen, aber gröberen in der Markscheide befindlichen steht. Außerdem glaubt Joseph auch an die Fibrillen, zu deren Darstellung aber OsO_4 kein günstiges Reagens sei.

Im Grunde genommen die gleichen drei Ansichten finden wir nun, wie bemerkt, auch für den Inhalt der Nervenröhren der Krebse ausgesprochen, freilich mit einigen Abänderungen und etwas anderer Stärke der Parteien.

Die Homogenität des Inhalts hat hier zahlreichere Vertreter. Helmholtz (dessen Schrift mir hier nicht zur Verfügung stand), Haeckel, Yung und Krieger behaupten gleichmäßig, der Inhalt der Nervenröhren sei eine (»dickflüssige« oder sonst wie beschaffene) jedenfalls anscheinend homogene Substanz, und bestreiten vor Allem das Vorhandensein von Fibrillen oder auch nur »fibrillärer Structur«.

Remak war es, der zuerst ein »centrales Faserbündel« in den größeren Nervenröhren des Flusskrebses beschrieb. Leydig (bis zu einem gewissen Punkte), H. Schultze, Freud sind hierin seine Nachfolger.

Ein (»spongioplasmatisches«) Gerüstwerk endlich findet Nansen in dem Inhalt der Nervenröhren, welcher durch jenes in Primitivröhren zerlegt wird. — Ich bemerke ausdrücklich, dass meine Untersuchungen nicht speciell auf diesen Punkt gerichtet waren und ich daher auch dieser Frage gegenüber mich einigermaßen reservirt halte. Dennoch will ich aber einige Bemerkungen nicht unterlassen. Es ist nämlich ganz unverkennbar, dass viele Forscher an diese Frage nicht ganz vorurtheilsfrei herangetreten sind. Physiologische Vorstellungen mögen es gewesen sein, die das verschuldet haben; verschuldet sage ich, weil ich glaube, dass jene Vorstellungen doch nicht diejenige Sicherheit beanspruchen können, um zu dem Standpunkt zu berechtigen, der sich etwa so ausdrücken ließe: eine fibrilläre Structur, meint man, muss vorhanden sein; also sehe man nur mit Hilfe verschiedenster Methoden nach, so wird man schon Fibrillen finden, deren Präexistenz nicht gut bezweifelt werden kann. Dass für richtig gehaltene und später sich als falsch herausstellende theoretische Vorstellungen die Objectivität der Beobachtung trübten, ist ja keine ganz unbekannte Erscheinung. Zum Beweise für das Bestehen eines

solchen Vorurtheils in dieser Frage kann ich keinen Geringeren als Retzius anführen. Indem er uns mittheilt, dass auch er die Osmium-Säurefuchsin-Fibrillen im Achsencylinder der Wirbelthiernervenfasern gesehen hat, während ihm das Gleiche beim Inhalt der Nervenröhren der Crustaceen nur manchmal glückte, weist er darauf hin, dass die Crustaceen zur Lösung dieser Frage »weniger geeignet« scheinen, als z. B. der Frosch. Man kann ja nun ganz gewiss sagen, ein Object sei zur Demonstration eines thatsächlichen Verhaltens mehr oder weniger geeignet als ein anderes; da nämlich, wo es sich um ganz unzweifelhafte Structuren handelt, die nur bei dem einen Object aus untergeordneten, z. B. technischen Gründen leichter zu sehen sind, als bei einem anderen: dieselbe Ausdrucksweise halte ich aber doch für etwas bedenklich bei so heiklen Dingen, wie die Fibrillenfrage. Da man ja noch nicht weiß, wie sie entschieden werden wird, kann Niemand a priori sagen, welches Object das geeignetere sei, wenn man nicht eben die Entscheidung in dem einen oder dem anderen Sinne anticipirt.

Wie vorsichtig man übrigens gerade bei der Deutung von Fibrillen als präexistirender Gebilde sein muss, geht u. A. besonders deutlich aus einer Angabe Ebner's hervor. Dieser Forscher, der, beiläufig gesagt, ganz andere Probleme behandelte, berichtet (pag. 226), dass in gewisser Weise zum Gerinnen gebrachte Eiweiß-, Schleim- oder Leimlösungen die schönste fibrilläre Structur annehmen, ja sogar isolirbare Fibrillen entstehen lassen können. Das beweist ja nun freilich Nichts direct gegen die vermeintlichen Fibrillen des Achsencylinders etc., um so mehr, als die Nebenumstände der Gerinnung in beiden Fällen nicht die gleichen waren, aber es zeigt doch, dass eventuell Fibrillen beim Gerinnen eiweißartiger Massen (und eine solche ist der Achsencylinder ja eben) auch da entstehen können, wo vorher keine waren. Es mahnt dies dringend zur Vorsicht, und es ist doch wohl mindestens verfrüht, wenn Lavdowsky sagt, die fibrilläre Structur sei »festgestellt«. So fundamental wichtig die Frage ist, so schwer ist sie allerdings zu entscheiden, da einerseits die Anhänger der fibrillären Structur den Gegnern mit Recht zurufen: Wenn Ihr die Fibrillen nicht gesehen habt, so ist damit ihre Existenz noch nicht widerlegt; und die Anderen: Wenn Ihr Fibrillen gefunden habt, so beweist erst einmal ihre Präexistenz. Auch Freud's an überlebenden Krebsnervenfasern angestellte Beobachtungen halte ich nicht für völlig beweisend; eine Längsstrichelung könnte man beispielsweise u. A. auch mit Nansen auf eine

spongioplasmatische Gerüstsubstanz, auf die optischen Längsschnitte der Wandungen von Primitivröhren zurückführen[1].

Nun endlich noch eine Probe für die Verwirrung, die, wie ich oben gesagt, in die Sache hineingebracht worden ist. Vorgreifend theile ich mit, dass beim Vergleich der Krebsnervenröhren mit den markhaltigen Wirbelthiernervenfasern die Röhrenwandungen beider mit einander verglichen werden müssen, während der ganze Inhalt ersterer mit dem Achsencylinder letzterer zu homologisiren ist Die Gründe werden erst später vollständig ersichtlich sein.

Es ist aber auch die Ansicht aufgestellt worden, daß nicht der ganze Inhalt der Krebsnervenröhren, sondern vielmehr nur das Remak'sche centrale Faserbündel dem Achsencylinder der Wirbelthiere homolog sei. Das ist nun zwar meiner Meinung nach, wie gesagt, nicht richtig, aber doch logisch. Was macht aber Yung? Er gesteht das Remak'sche Faserbündel nur für die dickeren Krebsnervenröhren zu (und hält es außerdem nur für ein »épaississement du protoplasma«). Es heißt dort (pag. 422) wörtlich: »Nous ne croyons donc pas à la présence d'un véritable cylindre-axe dans aucun des tubes nerveux des Crustacés, mais il nous semble par contre indéniable qu'il se présente chez quelques-uns un commencement de différentiation, qui s'accuse par un épaississement dont l'aspect nébuleux est la conséquence. Ce sérait une tendence à la formation d'un cylindre-axe« .... Das Wort und der feste Begriff »Achsencylinder« existirt nun zunächst für die Wirbelthiernerven und bezeichnet jene Inhaltsmasse der Röhren, welche der Fortsatz der Ganglienzellen und nach allgemeiner Ansicht der Träger der nervösen Function ist. Nach Yung sind also die dickeren Nervenröhren der Krebse wenigstens auf dem guten Wege, einen »Achsencylinder« zu erwerben, während die dünneren (d. h. die Mehrzahl) sich eben ohne den physiologisch wichtigsten, den eigentlich wesentlichen Bestandtheil behelfen müssen.

Diese Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten war nothwendig zum Verständnis des Folgenden. Eine Vollständigkeit derselben wäre jedoch zu voluminös geworden und auch überflüssig gewesen. Von alledem sind für unsere Neurochordfrage nun vornehmlich zwei Dinge wichtig: 1) giebt es zweifellos Nerven, die nach dem Schema einer Röhre gebaut sind; 2) kann

[1] Angeben zu wollen, auf welche Weise die Frage sich vielleicht trotzdem einigermaßen sicher entscheiden ließe, wäre sehr gewagt; auch ist hier nicht der Ort dazu.

eine sehr wasserreiche, mehr flüssige Consistenz des Inhalts eben so wenig einen Einwand gegen die nervöse Natur liefern, wie das Fehlen nachweislich fibrillärer Structur. Nehmen wir z. B. die SCHIEFFERDECKER'sche Beschreibung des Achsencylinders als die richtige an[1], so können wir schon jetzt sagen, dass der Bau der *Mastobranchus*-Neurochorde in den wesentlichen Punkten übereinstimmt mit dem der markhaltigen Wirbelthiernervenfasern. Bei beiden haben wir eine Scheide, die wenigstens vorwiegend aus »myelinogener Substanz« (PERTIK) besteht, und eine Inhaltsmasse — Achsencylinder — der sich als Fortsatz von Ganglienzellen erweist. Gegen die EISIG'sche Theorie ist anzuführen: 1) die Beobachtungen, welche ihre Richtigkeit erweisen sollten, beruhen auf unrichtiger Interpretation der mikroskopischen Bilder, namentlich auf dem Irrthum, dass Derivate der Neurochordscheide auf den Inhalt bezogen werden; 2) ließe sich nicht recht absehen, was denn die großen, voluminösen, wohlausgebildeten Neurochordzellen für eine Bedeutung haben sollten, wenn ihr Fortsatz degenerirt ist; 3) wäre es doch recht wunderbar, wenn in demselben Thiere alle verschiedenen Degenerationsstadien vorhanden sein sollten; 4) ist zwar der Neurochordinhalt von EISIG nicht völlig ohne Recht als »wasserähnliche Flüssigkeit« definirt worden (sehr wasserreich ist er aller Wahrscheinlichkeit nach thatsächlich); abgesehen von den oben hierüber gemachten Bemerkungen ist aber hervorzuheben, dass gerade EISIG daraus keinen Schluss gegen die nervöse Natur ziehen durfte, da er selbst bei *Notomastus* die außerordentlich geringe Consistenz und den fast flüssigen Aggregatzustand der Ganglienzellen ausdrücklich hervorhebt (pag. 62). Dessenungeachtet ist 1) die EISIG'sche Theorie vielleicht doch noch nicht als völlig widerlegt zu betrachten; 2) die logische Möglichkeit vorhanden, die nervöse Natur der *Mastobranchus*-Neurochorde zu bestreiten, indem man nämlich den Neurochordzellen ihren Charakter als Ganglienzellen abspricht. Sehr viel Verlockendes hat freilich dieser Standpunkt nicht; gleichviel will ich die Möglichkeit in Betracht ziehen. Eine, wie ich glaube, völlige Widerlegung der einen, wie der anderen Ansicht, sowie einige neue Beobachtungen lieferte die Untersuchung anderer,

[1] Die oben citirten Worte SCHIEFFERDECKER's, mit denen er seine Meinung über den Achsencylinder der Wirbelthiere ausspricht, kann ich für die Inhaltsmasse der Neurochorde sogar Wort für Wort gelten lassen.

verwandter Bildungen. Bisher habe ich, allerdings theilweise nur cursorisch, studirt die Neurochorde von *Lumbricus*, *Dasybranchus*, *Myxicola*, die Nervenröhren von *Palaemon squilla* und *Squilla mantis*, die Riesenzellen im Gehirn von *Lophius* und endlich zum Vergleich und zur Controlle den Ischiadicus des Frosches.

Lumbricus. Die Ergebnisse des Studiums der *Mastobranchus*-Neurochorde ließen es mir im höchsten Grade wahrscheinlich vorkommen, dass ich mich in meiner *Lumbricus*-Arbeit in einem Punkte getäuscht habe. Die nochmalige Untersuchung einiger großer Regenwürmer lieferte mir denn auch alsbald die Bestätigung dieser Vermuthung, außerdem aber einige neue Beobachtungen. Ich hatte aus einem isolirten Stückchen Regenwurm-Bauchstrang durch Drücken die ganzen Neurochorde herausgepresst; nicht, wie ich glaubte, nur die Inhaltsmasse (pag. 69). Die »großen äußerst zähflüssigen Tropfen« entstehen mit aller Sicherheit nicht, wie ich damals dachte, aus der Inhaltsmasse, sondern aus der Scheide. Nicht nur durch die Analogie mit der so ähnlichen Lage der Dinge bei *Mastobranchus* vermochte ich meine frühere Ansicht zu widerlegen, sondern auch direct. Hier lieferte namentlich die Beobachtung zwischen gekreuzten Nicols und eingelegter Gipsplatte Roth I. Ordnung ein vorzügliches Hilfsmittel. Betrachtet man bei solcher Anordnung ein Stückchen Bauchmark von *Lumbricus*, welches der Hauptachse des Gipsplättchens parallel gerichtet ist, so erscheint der Bauchstrang im Allgemeinen in der Additionsfarbe lebhaft blau, während sich die Neurochorde, insbesondere die optischen Längsschnitte der Wandungen derselben höchst frappant in der Subtractionsfarbe gelb abheben. Ebner (pag. 180) giebt an, dass er das gleiche Object auch in polarisirtem Lichte untersucht hat; da er aber, wie er selbst sagt, kein Gipsplättchen eingelegt hatte, is ihm diese Beobachtung entgangen; er constatirt nur Doppelbrechung schlechthin und glaubt, dass möglicherweise die Doppelbrechung nur von den chitinisirten Nervenscheiden herrühre. Zunächst ist jedoch, wie wir sahen, die Doppelbrechung zum Theil von der Neurochordscheide bedingt; wenn aber der übrige Bauchstrang blau erscheint, so ist dies sehr wahrscheinlich auf die in der Bauchstrangsscheide des Regenwurmes bekanntlich stark entwickelten glatten Muskelfasern zu beziehen; denn dass solche bei Parallelstellung mit der Hauptachse sehr deutlich Additionsfarben geben, habe ich mehrfach gesehen; während die nicht mit (wenigstens einigermaßen entwickelten) Markscheiden versehenen Nervenröhren, wenn überhaupt,

so jedenfalls nur sehr schwach doppelbrechend sind. Hierin glaube ich also Ebner's Deutung berichtigen zu können.

Was für uns nun sehr wichtig ist, ist der Umstand, dass alle die für die Neurochordscheide von *Mastobranchus* geltenden charakteristischen Eigenschaften auch für *Lumbricus* gelten — aber alle in weniger starkem Grade. Sie sind stark, aber nicht so stark lichtbrechend, wie die von *Mastobranchus*; doppelbrechend, wie wir sahen, aber in geringerem Grade; sie schwärzen sich mit Osmiumsäure, aber weniger schnell, weniger intensiv und mit einem weniger deutlichen Stich ins Blauschwarze als die des *Mastobranchus*. Das Gleiche gilt von den durch Quetschen etc. entstehenden Tropfen, welche außerdem eine weniger ausgesprochene Neigung zur Bildung doppelter Contouren haben[1]. Um mich zu überzeugen, dass nicht etwa das Seewasser, in dem die Beobachtungen an *Mastobranchus* zum Theil gemacht wurden, die Ursache dieser Differenzen war, beobachtete ich den Regenwurmbauchstrang u. A. auch in Seewasser, aber ohne dass der Unterschied verschwunden wäre. Die in den Neurochordscheiden von *Lumbricus* und *Mastobranchus* enthaltenen (nach Pertik's Ausdrucksweise) myelinogenen, beziehungsweise nervenmarkartigen Substanzen sind mithin zwar ähnlich, aber nicht identisch, sondern zeigen physikalische und chemische Unterschiede; eine Thatsache, die nur auf den ersten Augenblick Befremden erregen kann. Das »Mark« der Nerven (so wenig als das daraus hervorgehende »Myelin«) ist ja anerkanntermaßen kein chemisches Individuum, sondern ein Gemisch verschiedener chemischer Verbindungen; ähnlich vielleicht, wie ja auch z. B. die Fette (und deren Zersetzungsproducte) bei verschiedenen Thieren bereits für unseren Geruch und Geschmack erkennbare Unterschiede zeigen.

Künftige Beobachter der Neurochorde werden auf jenen Punkt besonders zu achten haben. Nehmen wir einmal an, die Neurochordscheiden enthielten (eine Frage, die ich nicht zu entscheiden vermochte) außer der myelinogenen noch eine Stützsubstanz. Es sind

[1] Mitunter wollte allerdings die Schwärzung der Tröpfchen durch OsO_4 nicht gelingen, was bei *Mastobranchus* beobachtet zu haben ich mich nicht erinnere. Dass daraus aber kein Schluss gegen die myelinartige Natur dieser Tröpfchen herzuleiten ist, geht aus einer Bemerkung von Rawitz hervor, nach der das Gleiche für die Myelinformationen auch von Wirbelthiernervenfasern gilt (pag. 42).

dann mit Berücksichtigung unserer Erfahrungen an *Lumbricus* und *Mastobranchus* folgende Variationen denkbar:

I. Quantitative: 1) die absolute Dicke der Neurochordscheide kann variiren; 2) das Massenverhältnis der myelinogenen und der angenommenen Stützsubstanz könnte variiren.

II. Qualitative: 1) die Beschaffenheit der myelinogenen Substanz kann, 2) diejenige der Stützsubstanz könnte variiren.

Das thatsächliche Vorkommen einiger dieser Möglichkeiten haben wir zum Theil, zum Theil werden wir es noch bestätigen können. Es st dies in so fern wichtig, als in Fällen, wo die myelinogene Substanz quantitativ in geringer Menge und vielleicht außerdem in qualitativer Hinsicht weniger charakteristisch ausgebildet ist, dieselbe als solche ganz verkannt werden kann. Es ist dies wohl zum Theil die Ursache, dass so weit mir bekannt nur Leydig (der auch schon die Herkunft der Tropfen aus »der Fettscheide« der *Lumbricus*-Neurochorde 1864 (1) erkannt hatte), Langerhans, Hans Schultze und Vignal die Nervenmarknatur oder wenigstens (Vignal) ähnliche Natur der Neurochordscheiden richtig gedeutet hatten, dass hingegen z. B. Rohde und ich dieser Ansicht fälschlicherweise entschieden widersprochen haben. Auch Nansen hält die Neurochordscheide des Regenwurmes für »very thick and prominent neuroglia-sheaths consisting of many layers or membranes of connective substance« (pag. 93). Ja sogar Leydig selbst, der gleich Anfangs das Richtige getroffen hatte, hat sich anscheinend irre machen lassen. Es ist evident, dass das von ihm neuerdings (2) in der Umgebung der Neurochorde beschriebene »Wabenwerk« ein Kunstproduct ist, wie ich es selbst bei allen probirten Methoden, mit Ausnahme der Osmiumsäure, regelmäßig erhalten habe. Somit fällt auch die Leydig'sche Deutung dieses Wabenwerks, und es erweist sich die ursprüngliche Leydig-sche Ansicht als die richtigere.

Ich habe nun noch einige Kleinigkeiten betreffs der Inhaltsmasse der Regenwurm-Neurochorde nachzutragen. Dieselbe erhält sich, wie ich schon früher angab, sehr gut bei Sublimat-Alkoholhärtung. Auch erwähnte ich bereits früher gewisse »strahlige Figuren«: ich habe dieselben neuerdings nach Härtung in dünner Sublimatlösung $\left(\begin{matrix}1 \text{ Theil Sol. Subl. cc.}\\ 5 \text{ - Alkohol } 35\%\end{matrix}\right)$ $^1/_2$ Stunde), Auswaschen mit 70%igem Alkohol und Färbung nach der Apathy'schen Methode viel deutlicher erhalten. In einem Falle (Fig. 27) zeigte sich ein auf Querschnitten dunkler gefärbtes Centrum, um dieses herum

in beträchtlicher Entfernung ein Kreis feiner Pünktchen, von diesem Kreise endlich nach der Peripherie zu ausstrahlend ein Kranz äußerst feiner Strahlen (in der Figur sind sie noch etwas zu grob gerathen). Auch durch Färbung eben so gehärteter Präparate durch Säurefuchsin bekam ich ein dunkler roth gefärbtes Centrum. Bestimmte Andeutungen fibrillärer Structur habe ich aber auch auf Längsschnitten niemals wahrgenommen. Ich halte alle diese Bilder mit Bestimmtheit für Kunstproducte: wie schon früher bemerkt, weichen die einzelnen Schnitte unter sich allzu sehr ab. Es lässt sich auch das Zustandekommen eines compacteren Centrums und radialer Structur beim Gerinnen und Schrumpfen cylindrischer Körper unter Umständen unschwer einsehen. Immerhin mag dennoch das eine oder das andere dieser Dinge auf eine präformirte, aber sicher stark veränderte Structur zu beziehen sein. Die von Leydig (2) angegebenen, von der Scheide in das Innere vorspringenden Blättchen, die ich auch einige Male an Osmiumpräparaten wahrnahm, mögen dagegen eher wahren Verhältnissen entsprechen[1]. — Dass Osmiumsäure den Neurochordinhalt des Regenwurmes nicht gut conservirt, habe ich auch schon früher angegeben. Ich habe es jetzt nochmals wiederholt und unter vielen Vorsichtsmaßregeln, u. A. auch mit Osmiumsäuredampf probirt, niemals jedoch eine andere, als nur sehr mangelhafte und streckenweise Conservirung des Inhaltes erzielt. Es ist nun ja bekannt, und wird allgemein zugegeben werden können, dass homologe Gewebe verschiedener Thiere ein nicht ganz gleiches chemisches Verhalten zeigen. Auch Schiefferdecker (2) constatirt chemische Unterschiede zwischen den Achsencylindern verschiedener Wirbelthiere. Man könnte denken, dass etwas Ähnliches bei dem Neurochordinhalt von *Lumbricus* und *Mastobranchus* vorliegt, bei welch' letzterem eine weit bessere Conservirung des Inhaltes durch OsO_4 constatirt wurde. Viel wahrscheinlicher beruht die Sache jedoch auf dem Factum, dass die *Mastobranchus*-Neurochorde segmentale Einschnürungen mit Verdünnung der Neurochordscheide, ja mit kurzen Unter-

[1] Beiläufig erwähne ich, dass die Apathy'sche Färbungsmethode sehr geeignet für das Studium des Regenwurmnervensystems überhaupt ist. Die Ganglienzellen nehmen eine sehr deutliche und sehr schön durchsichtige Färbung an. Die bindegewebigen oder neurilemmatischen Hüllen der Ganglienzellen, der Rest der Neurochordmarkscheiden, sowie das fragliche Netz der Punktsubstanz färben sich etwas dunkler. (In meiner Regenwurmarbeit habe ich dieses im Anschluss an Nansen gedeutet. Nach Lectüre insbesondere der Eisig'schen Einwände glaube ich jedoch, dass hier eine größere Vorsicht am Platz gewesen wäre.)

brechungen des Marks, besitzen, der Regenwurm hingegen nicht. An diesen Unterbrechungsstellen kann nun die Osmiumsäure bequem ins Innere dringen und den Inhalt härten, ohne von dem Mark zurückgehalten oder gebunden zu werden. Diese einfache Erklärung wird gestützt 1) dadurch, dass die Conservation der Inhaltsmasse auch bei *Mastobranchus* in der Nähe der Einschnürungen vollständiger zu sein pflegt, als an anderen Strecken; 2) dass bei *Lumbricus* die Conservation an den verjüngten, mit dünneren Scheiden versehenen Vorder- und Hinterenden besser ist, als an anderen Stellen; 3) dass, wie wir noch weiter sehen werden, im Allgemeinen die Conservirbarkeit des Inhaltes der Neurochorde etc. durch Osmiumsäure meist in umgekehrtem Verhältnis zu der Dicke der Markscheiden steht. — Im Großen und Ganzen stimmen also die Neurochorde des Regenwurms mit denen des *Mastobranchus* in den wesentlichen Punkten überein. Als Unterschiede führe ich kurz an: das Mark beider ist nicht identisch; der Inhalt vielleicht auch etwas verschieden; die des Regenwurmes sind relativ dünner, verlaufen alle drei überall auf der Dorsalseite, entbehren der segmentalen Einschnürungen, stehen, so weit ich beobachtet habe, nur in den hinteren Segmenten mit Neurochordzellen in Verbindung und haben am Vorderende ein in meiner früheren Arbeit beschriebenes, complicirtes Verhalten, welches ich bei *Mastobranchus* nicht nachweisen konnte.

Dasybranchus habe ich bisher nicht näher studirt; die charakteristische Doppelbrechung der Neurochorde ist noch viel schwächer, als bei *Lumbricus*, geschweige denn als bei *Mastobranchus*. Ob hier die Sache auf quantitativen oder qualitativen Unterschieden der Markscheide beruht, oder vielleicht auf beiden, habe ich nicht untersucht.

Myxicola infundibulum habe ich gleichfalls bisher nur cursorisch behandelt. In Bezug auf den Verlauf der oder beziehungsweise des ungeheuren Neurochords dieses Wurmes bemerke ich, dass ich zusammen mit Herrn Eduard Meyer Gelegenheit hatte, an den Schnittserien dieses Herrn zu constatiren, dass seine Angabe, nach welcher das eine der beiden in den vorderen Segmenten befindlichen Neurochorde blind endet, nicht richtig ist. Es findet vielmehr eine Verschmelzung beider statt. An den von Herrn E. Meyer mir gütigst geliehenen Schnittserien und durch eine allerdings nicht eingehendere Untersuchung der frischen Organe, besonders aber an Schnitten von Osmiumpräparaten ermittelte ich, dass die Dicke der Neurochordscheide absolut und namentlich relativ unvergleichlich viel geringer

ist, als die der bisher behandelten Thiere. Namentlich gilt dies von dem ventralen Theil der Scheide, der ganz dünn ist. Auch die Schwärzung durch Osmium ist wenig auffallend. Wenn also in diesem Falle überhaupt nervenmarkartige Substanz vorliegt, so kann diese in nur sehr geringen Mengen und wenig charakteristischer Ausbildung vorhanden sein. Mit dieser Thatsache sowie den oben gemachten Bemerkungen steht nun in erfreulichem Einklang die Beobachtung, dass bei *Myxicola* der Neurochordinhalt sich auch durch Osmiumsäure sehr gut conservirt. Er stellt eine — anscheinend — homogene Masse dar, an der ich auch durch Säurefuchsinfärbung keine fibrilläre Structur oder dergleichen sehen konnte. — Die zugehörigen Neurochordzellen habe ich nicht mit Sicherheit ausfindig gemacht, freilich auch noch nicht speciell danach gesucht.

Die von Fritsch entdeckten riesigen Ganglienzellen im Gehirn von *Lophius piscatorius* und die von ihnen entspringenden Fasern habe ich gleichfalls nicht eingehender studirt. Doch konnte ich an einem von Herrn Dr. Paul Mayer mir gütigst überlassenen, injicirten Gehirn die Angabe von Fritsch bestätigen, dass wirklich Blutgefäße das Plasma jener großen Zellen durchbrechen.

Palaemon squilla. Durch die Mittheilungen Haeckel's wurde ich veranlasst, den Bauchstrang einiger kleiner *Palaemon* zu untersuchen (nach Heller's Crustaceenwerk als *P. squilla* bestimmt). Es zeigte sich, dass diese kleinen Krebse äußerst werthvolle Fingerzeige zum Verständnis der ganzen Neurochordfrage lieferten. Der Bauchstrang dieser Thiere ist oberflächlich etwas mit Pigment bedeckt: wo die Pigmentirung fehlt, erblickt man schon ohne Weiteres am herauspräparirten Bauchstrang die eigenthümliche starke Lichtbrechung. Um die Objecte ohne Quetschung, Austrocknung, Berührung mit differenten Flüssigkeiten längere Zeit beobachten zu können, verfuhr ich wie oben angegeben. Durch Zerzupfen mit Nadeln gewinnt man leicht isolirte Nervenröhren, bei einiger Bemühung auch wohl einige der »riesigen«. Fast alle diese Fasern haben sehr deutlich doppelte Contouren, Ausdruck einer beträchtlichen Dicke der Röhrenwandungen. Die »riesigen Fasern« unterscheiden sich von denen geringeren Calibers lediglich durch ihre Dicke. Erstere sind es nun, die in jeder Beziehung den *Mastobranchus*-Neurochorden (vielleicht von Eigenthümlichkeiten des Verlaufes abgesehen) täuschend ähnlich sehen. Sie zeigen dieselbe Neigung, beim Flottiren in Seewasser unter Bildung absolut ähnlicher Varicositäten der Wand »zusammenzuschnurren«,

dieselbe Lichtbrechung, dieselbe Art und ziemlich die gleiche Intensität der Doppelbrechung. Mechanische Insulte, Quetschen, Einwirkung von Wasser etc. erzeugen die prachtvollsten Myelinformationen; jedes Tröpfchen zeigt deutlichste Doppelbrechung, während die Schwärzung durch Osmium nicht an allen gleich gut gelang: bei manchen dauerte es sehr lange, bis deutliche Schwärzung eintrat, bei einzelnen blieb sie auch wohl ganz aus. Vielleicht habe ich in letzteren Fällen nur nicht lange genug gewartet.

Dass diese Erscheinung kein Einwand gegen die Natur der die Röhrenwand bildenden Masse als myelinogener Substanz ist, habe ich schon oben angegeben. Dass aber die sich einstellenden Tropfen, Tröpfchen etc. auch in diesem Falle nur aus der Wandung, nicht aus dem Inhalt hervorgehen, lehrt u. A. unzweideutig die Beobachtung in polarisirtem Licht. Beim Einstellen auf die optischen Längsschnitte der Röhrenwandungen erkennt man ohne Weiteres, dass diese die Ursache der Doppelbrechung sind, nicht etwa der Inhalt. Da nun die Tropfen sehr deutlich doppelbrechend sind, so kommen sie aus der Wand. nicht aus dem Inhalt. Wie bei *Mastobranchus* kann durch Erhitzen die Doppelbrechung (des ganzen Organs, die Tropfen habe ich darauf nicht untersucht) zum Verschwinden gebracht werden und kehrt nach dem Erkalten zurück. Im Ganzen steht die Intensität der charakteristischen Erscheinungen bei *Palaemon* denen bei *Mastobranchus* vielleicht um eine Kleinigkeit nach, übertrifft aber die von *Lumbricus* erheblich.

Merkwürdig ist nun, dass bereits Haeckel die soeben beschriebenen Erscheinungen großentheils beobachtet und ausführlich dargestellt hat, aber, anstatt auf das Vorhandensein einer Markscheide zu schließen, vielmehr ausdrücklich sagt (pag. 473/74): »Übrigens scheint zwar dieser ganze eigenthümliche Gerinnungsact durch eine Zersetzung des homogenen Röhreninhalts in verschiedene chemische Bestandtheile verursacht zu werden, ist aber keineswegs mit der sogenannten Nervengerinnung an den dunkelrandigen Röhren der Wirbelthiere zu vergleichen, schon einfach aus dem Grunde, weil das der fettreichen Markscheide Analoge hier gänzlich fehlt.« Man sieht daraus, dass also auch Haeckel die Ähnlichkeit aufgefallen war, dass aber die Meinung, bei wirbellosen Thieren kämen markhaltige Nerven nun einmal nicht vor, ihn nicht zu der richtigen Deutung kommen ließ.

Sehr lehrreich sind auch Querschnitte von in OsO_4 gehärteten

und eventuell mit Säurefuchsin gefärbten Stücken. Wählen wir zuerst einen Schnitt durch eine Längscommissur (Fig. 1). Man sieht eine große Zahl von Röhrenquerschnitten und zwar in den mannigfachsten Modificationen. Da sind ganz große, durchaus wie »Neurochorde« aussehende; mittelgroße, kleinere und kleinste, solche mit dicken Wandungen (die dann häufig concentrische Aufspaltung zeigen) und solche mit dünnen (seitlich neben den ganz großen z. B. sieht man in der Figur 1 solche von sehr erheblichem Durchmesser und dennoch nur dünnen Wandungen); solche mit sehr gut, weniger gut und ganz schlecht conservirter Inhaltsmasse. Im Großen und Ganzen war die Inhaltsmasse um so besser conservirt, je dünnwandiger die Röhre war. Je dicker die Wandung, um so intensiver im Allgemeinen die Schwärzung derselben durch Osmiumsäure. — Auch nach Säurefuchsinfärbung vermochte ich nirgends irgend wie deutliche Anzeichen sogenannter fibrillärer Structur des Inhalts zu beobachten; eben so wenig nach Silbernitratbehandlung der frischen Fasern, obwohl die Schwärzung der zusammengeschnurrten Rissenden, wie auch die Frommann'schen Linien sich eben so prompt einstellten, wie bei *Mastobranchus*. — Etwas complicirter sind die Verhältnisse auf einem Querschnitt durch ein Ganglion (Fig. 29). Die markhaltigen Fasern sind nesterartig eingeengt und weniger massenhaft, als auf dem vorher beschriebenen Schnitt; dafür findet sich hier in symmetrischer Anordnung außer den Zügen markhaltiger Fasern typische »Leydig'sche Punktsubstanz«. Mir wenigstens machte sie den Eindruck eines Maschenwerkes, und es lag der Gedanke zum mindesten sehr nahe, sie möchte wiederholten Theilungen einer Anzahl Nervenröhren ihren Ursprung verdanken. Doch will ich mich auf die Punktsubstanzfrage nicht des Weiteren einlassen und constatire somit nur das sogar überwiegende Vorkommen sehr deutlich markhaltiger Nervenfasern im Bauchstrange von *Palaemon*. Was von den Neurochorden bei *Mastobranchus* galt, das gilt mit geringen Modificationen von den Nervenröhren bei *Palaemon*; bei letzterem aber ist es schon nahezu unmöglich, die nervöse Natur der fraglichen Gebilde anzuzweifeln, es müsste denn der Bauchstrang (insbesondere die Längscommissuren) ganz vorzugsweise aus nicht nervösen Elementen, »degenerirten Nervenfasern« oder dergleichen zusammengesetzt sein[1]!

[1] Geradezu unkenntliche Kunstproducte erhielt ich durch jedes Reagens mit alleiniger Ausnahme der Osmiumsäure. Härtung in Liquor Müllerii, Chromsäure, ja auch mit Sublimat-Alkohol zerstört nicht nur die Markscheide, son-

Squilla mantis. Sehr verschieden sehen die Nervenröhren von *Squilla mantis* aus. Die nur an manchen Stellen des ganzen Bauchstranges wahrnehmbare und zudem umgekehrte Doppelbrechung ist wohl auf die Hüllen desselben zu beziehen; an durch Zerzupfen gewonnenen einzelnen Nervenröhren ist davon eben so wenig zu sehen, wie von starker Lichtbrechung, von deutlich doppelten Contouren oder Myelinformationen. Die Querschnitte durch mit OsO_4 erhärtete Stückchen des *Squilla*-Bauchstranges waren in ihrer Art auch recht instruktiv. Auf Querschnitten durch die Längscommissuren zeigte sich zunächst (Fig. 2), dass außer zahlreichen ganz zweifellosen Röhren verschiedensten Calibers überhaupt kaum etwas vorhanden war; die nervöse Natur dieser Röhren ist also hier ganz und gar nicht anzuzweifeln. Der Inhalt derselben war aber nur bei den allerwenigsten erhalten; es gilt dies sogar auch von einem mit Sublimat-Alkohol gehärteten Stück (ich habe allerdings nur einen Versuch gemacht) — sei es nun, dass der Inhalt nicht conservirt wurde, sei es, dass er vorher förmlich ausgeflossen war (ich härtete Stückchen des Bauchstranges). Wenn daher schon der Achsencylinder der Wirbelthiere eine sehr wasserreiche Substanz sein mag, dies in vielleicht noch höherem Grade für den Neurochordinhalt von *Mastobranchus* zutrifft, so gilt dies sicherlich im allerhöchsten Grade von dem Inhalte der Nervenröhren von *Squilla*, was festzustellen um so wichtiger ist, als gerade hier an der nervösen Natur des Inhalts der Röhren kein Zweifel obwalten kann, da in den Längscommissuren eben schlechterdings nichts Anderes zu sehen ist, als Röhren. — Woraus besteht nun aber die Wandung? Jedenfalls ist sie sehr viel dünner, als die der Nervenröhren von *Palaemon*, die sie zusammensetzende Masse weniger reichlich vorhanden und daher schwerer zu erforschen. Entspricht diese Masse der bei *Mastobranchus*, *Palaemon* etc. vorhandenen myelinogenen Masse oder vielmehr nur der in jener vermuthungsweise angenommenen Stützsubstanz oder beiden? Die für das Nervenmark charakteristischen Eigenschaften sind nicht zu constatiren — höchstens, dass auch hier an Schnitten von Osmiumpräparaten die Wandungen dunkel (aber nicht tief schwarz!) hervortreten. Was Alles wird

dern bringt auch den Inhalt (Achsencylinder) zu so colossaler Schrumpfung, dass er auf einen ganz kleinen Bruchtheil seines wahren Volumens reducirt wird und so oft förmlich verschwindet; auf Querschnitten sieht man dann nur ganz zarte, weite Kreise, die spärlichen Überreste der Markscheiden, hier und da ein kleines Stück Gerinnsel im Centrum des Kreises oder auch excentrisch liegend, die Andeutungen ehemaliger Achsencylinder.

aber nicht durch OsO_4 dunkel gefärbt! Da wir aber gesehen haben, dass die myelinogenen Substanzen nicht überall die gleichen sind, dass ihre charakteristischen Eigenschaften bald mehr, bald weniger ausgeprägt sind, da es endlich sich bei *Squilla* jedenfalls nur um sehr wenig Substanz handelt, so kann ich trotz alledem das Vorhandensein einer nervenmarkartigen Substanz auch bei *Squilla* wenigstens nicht bestimmt ausschließen. Zugleich will ich aber darauf hinweisen, dass diese ganze Frage an Präcision und Wichtigkeit viel einbüßt, wenn man sich immer gegenwärtig hält, dass, wie schon mehrfach hervorgehoben, eben das Nervenmark nicht nur kein chemisch definirter Stoff ist, sondern sogar in gewissermaßen gradweise abgestuften Qualitäten vorkommt[1]. — In Bezug auf das Auftreten von »Punktsubstanz« in den Ganglien gilt für *Squilla mantis* das Gleiche, wie für *Palaemon squilla*. — Die segmentalen Nerven zeigen bei *Palaemon* (Fig. 28) wie bei *Squilla* im Grunde denselben Bau, wie die Längscommissuren des Bauchstranges.

Nun noch ein vorläufiges Schlusswort in Bezug auf die Nervenröhren der Crustaceen überhaupt. Wie wir gesehen haben, ist von Haeckel bei den Nervenröhren der Cariden, von Eisig bei den Neurochorden des *Mastobranchus*, von mir bei denen des Regenwurmes der übereinstimmende Irrthum begangen worden, dass die aus der Röhrenwandung hervorgehenden Myelinformationen auf den Inhalt bezogen wurden. Es beschreiben nun noch mehrere andere Forscher (z. B. Haeckel auch für andere Decapoden, Yung, Krieger) tropfenartige Gebilde als Zersetzungsformen des Inhaltes der Nervenröhren verschiedener Krebse. Im Hinblick auf die eben angeführte Thatsache, sowie darauf, dass, so weit meine Beobachtungen reichen, jener gar keine Neigung hat, Tropfenform anzunehmen, glaube ich mit großer Wahrscheinlichkeit aussprechen zu können, dass hier der gleiche Irrthum vorliegt[2].

---

[1] Während des Druckes dieser Arbeit zeigte mir Herr Dr. Apathy einen in 0,5%iger Kochsalzlösung aufbewahrten, etwas gequetschten Bauchstrang von *Squilla* mit ziemlich zahlreichen, meist einfach, mitunter aber auch doppelt contourirten Tröpfchen, die kaum Anderes als Myelinformationen sein konnten. Doppelbrechung derselben war nicht zu constatiren. Demnach sind auch die Nervenröhren von *Squilla* markhaltig, das Mark aber ist im Vergleiche mit *Palaemon* spärlich und wenig charakteristisch ausgebildet.

[2] Eben so scheint es nach der historischen Übersicht von Key & Retzius, als ob der ganz gleiche Irrthum in früheren Zeiten auch für die markhaltigen Fasern der Wirbelthiere begangen worden ist. Dagegen entnehme ich aus den

Markhaltige Wirbelthiernervenfasern untersuchte ich nicht um ihrer selbst willen, sondern nur des Vergleiches halber: insbesondere desswegen, weil die für die Wirbelthiernerven üblichen Methoden in der Regel nicht auf die Neurochorde, und umgekehrt die gewöhnliche Alkoholhärtung meist nicht auf die Wirbelthiernerven angewandt wird. Als Repräsentanten wählte ich den Ischiadicus des Frosches. Das Aussehen der frischen Fasern ist — abgesehen vom geringeren Durchmesser — durchaus ähnlich dem der Neurochorde etc., die Neigung, unter Falten- und Varicositätenbildung zusammenzuschnurren allerdings erheblich geringer; doch gelang es mir, durch Quetschen tropfenartige Varicositäten der Wandung hervorzurufen, die, wenn schon im Durchschnitt etwas kleiner, doch den entsprechenden des *Mastobranchus* ganz ähnlich waren. Vielleicht erklärt sich auch dieser Unterschied sehr einfach lediglich durch das Vorhandensein einer Schwann'schen Scheide, deren Homologa ich bei den Neurochorden etc. nicht gefunden habe. Die durch Aqua destillata erzeugten Myelinformationen gleichen am meisten denen des *Palaemon*; an Deutlichkeit der charakteristischen Eigenschaften stehen sie hinter denen von *Mastobranchus* eher zurück, übertreffen aber die von *Lumbricus* sicherlich. (Boll giebt eine genauere Beschreibung und zahlreiche Abbildungen der Varicositäten etc. der Markscheiden.) Die Art der schon von Ebner beschriebenen Doppelbrechung stimmt mit den Neurochorden etc. überein. Neu ist vielleicht die Beobachtung, dass auch hier Erhitzung die Doppelbrechung wenigstens sehr erheblich schwächt und dass sie hier, wie dort, nach dem Erkalten zurückkehrt. Das Aussehen von Querschnitten der mit Osmium behandelten Nervenstämmchen ist bekannt. Ich bitte, meine Figuren 1 und 29 mit Ranvier's Abbildung (auf pag. 568, in der ersten Auflage pag. 744) zu vergleichen. Es lässt sich wohl kaum eine bessere Übereinstimmung wünschen. Die Inhaltsmasse (hier seit lange als »Achsencylinder« bekannt) erhält sich anscheinend überall. Da aber schon ein einziger Querschnitt durch den Bauchstrang von *Palaemon* alle Übergänge von vollständiger Erhaltung bis zu nahezu vollständiger Zerstörung zeigt (cf. Fig. 1 und 29), so ist auf diesen Unterschied wenig Gewicht zu legen.

Angaben anderer Autoren, dass Ehrenberg schon 1836 und außerdem Hannover die Nervenröhren von Krebsen als markhaltig beschrieben haben. Der neu erschienenen Arbeit von Retzius (2) über die markhaltigen Nervenfasern von *Palaemon* habe ich bereits in der Anmerkung auf pag. 205 gedacht.

Vielleicht sind es nur die RANVIER'schen Einschnürungen, die das Eindringen der Osmiumsäure und damit die Conservirung des Inhaltes — des Achsencylinders — erleichtern; vielleicht beruht der Unterschied aber auch auf abweichendem chemischen Verhalten, etwa bedeutenderer Consistenz oder dergleichen. — Von zwei Versuchen, die Säurefuchsin-Fibrillen zu sehen, gelang der erste fast gar nicht, der zweite um so besser. Bei mir traten die Fibrillen weniger regelmäßig auf, als z. B. bei BOVERI; eher, wie z. B. bei RETZIUS (1). Dass und warum mir ihre Präexistenz wenigstens nicht ganz über jeden Zweifel erhaben ist, habe ich bereits oben aus einander gesetzt. Die Dinge liegen aber sicherlich nicht so, dass die Nichtdarstellbarkeit der Säurefuchsin-Fibrillen einen Einwand gegen die nervöse Natur der Krebsnervenröhren bilden könnte. Letztere ist ganz und gar nicht zu bezweifeln. Eher könnte man das Verhalten dieser als neues Verdachtsmoment gegen die Präexistenz der Fibrillen ansehen, die, beiläufig bemerkt, jeder der bisherigen Beobachter in etwas anderer Form gesehen zu haben scheint. Andererseits muss ich ja zugeben, dass vielleicht auch der Inhalt der Neurochorde und Krebsnervenröhren eine »fibrilläre Structur« besitzt, die mir nur aus irgend welchen Gründen entgangen ist. Dass es wohl Mittel und Wege giebt, auch hier eine solche darzustellen, halte ich sogar von vorn herein für wahrscheinlich. Doch auch auf die Achsenfibrillenfrage kann ich mich hier nicht näher einlassen.

Sehr interessant waren die Bilder, die ich von einem Krötenischiadicus nach Alkohol- oder Sublimat-Alkoholhärtung mit nachfolgender Färbung nach der APATHY'schen Methode erhielt. Erstere habe ich schon oben kurz angegeben: sehr viele Achsenräume ganz leer, andere mit colossal geschrumpften Gerinnseln erfüllt, die in Folge der APATHY'schen Färbung blaugrau waren; nur wenige leidlich erhalten, Markscheide viel dünner und ohne ihre normale, compacte Beschaffenheit. Wenn also die Osmiumsäure für markhaltige Fasern wie Neurochorde etc. die verhältnismäßig am wenigsten veränderten Bilder liefert, so muss die einfache Alkoholhärtung nach meinen Erfahrungen als diejenige bezeichnet werden, welche von den gebräuchlichen Methoden die ärgsten »Kunstproducte« liefert und am meisten geeignet ist, sowohl in Bezug auf die Scheide, wie auch auf den Inhalt zu gleichmäßig falschen Vorstellungen zu führen. Die mit Sublimat-Alkohol gehärteten Stücke zeichneten sich wenigstens dadurch vortheilhaft aus, dass die Inhaltsmasse, d. h. der Achsencylinder, fast allenthalben

eine das Lumen fast ganz ausfüllende blaugraue Masse darstellte: also ganz wie die entsprechend behandelten *Mastobranchus*-Neurochorde.

Anhangsweise theile ich einige Erfahrungen über die Weigert-sche Grünspan-Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Methode mit, mit der ausdrücklichen Bemerkung, dass sich dieselben auf meist nur je einen Versuch, und zwar an Paraffinschnitten, beziehen. (Chromsäure wandte ich in $^1/_2$—1% ca. 20 Stunden an; Liquor Müllerii etwa 5 Tage oder länger, meist bei Erwärmung auf 37°.)

Die Reaction gelang bei *Mastobranchus* sowohl bei Müller- wie bei Chromsäurehärtung.

» » » » *Lumbricus* nur bei Chromsäurehärtung.

» » » gut » Wirbelthiernerv nur bei Müllerhärtung; bei Chromsäurehärtung nicht an allen Fasern gleichmäßig.

» » » gar nicht bei *Palaemon* und *Squilla*.

Bei Chromsäurepräparaten dauert übrigens die Action der Differenzirungsflüssigkeit auf alle Fälle etwas längere Zeit bis zur genügenden Entfärbung. Man vergleiche auch Schiefferdecker's (1) Auslassungen darüber. Den Werth einer Art von Reaction auf Nervenmark scheint demnach diese sonst so prachtvolle Bilder liefernde Methode nicht beanspruchen zu können: abgesehen davon, dass das Nervenmark verschiedener Thiere nicht ein und dasselbe Ding ist.

Die hauptsächlichsten Momente unserer Resultate lassen sich etwa folgendermaßen zusammenfassen:

1) Die sogenannte Neurochorde[1] von *Mastobranchus*, *Lumbricus* und sehr wahrscheinlich die der Anneliden überhaupt, ferner die Nervenröhren von *Palaemon*, *Squilla* und sehr wahrscheinlich die der Crustaceen, vielleicht der Arthropoden überhaupt, endlich die markhaltigen Fasern der Wirbelthiere sind fundamental dieselben Gebilde.

2) Dieselben sind nach dem Schema einer Röhre gebaut und lassen demnach Wand und Inhalt unterscheiden. Erreicht erstere eine merkliche Dicke, so erscheint ihr optischer Schnitt als doppelter Contour.

3) Die Wand dieser Röhren besteht in vielen Fällen

[1] Dass das in dieser Arbeit noch beibehaltene Wort »Neurochorde« recht unglücklich gewählt ist, ist wohl zur Genüge ersichtlich geworden; dasselbe möchte daher für die Folgezeit durch die ältere, viel bessere Bezeichnung »riesige Nervenfaser« oder dergl. zu ersetzen sein.

(ob in allen?), speciell bei *Mastobranchus*, *Lumbricus*, *Palaemon*, *Squilla* und den Wirbelthierfasern, zum mindesten theilweise aus »myelinogenen« oder »nervenmarkähnlichen« Substanzen, die in den einzelnen Fällen einige Unterschiede zeigen. Von vielen Autoren wurden die aus diesen hervorgegangenen »Myelinformationen« fälschlicherweise auf den Inhalt der Röhren bezogen.

4) Der Inhalt dieser Röhren ist eine wasserreiche, protoplasmatische Substanz von fraglicher oder umstrittener Structur; er erweist sich als die directe Fortsetzung der Ausläufer von Ganglienzellen. Er heißt bei den Wirbelthieren seit lange »Achsencylinder«, eine Bezeichnung, die wir nunmehr auch auf die Neurochorde und die Nervenröhren der Krebse zu übertragen berechtigt sind, und unter welcher wir den ganzen Inhalt zu verstehen haben.

5) In Bezug auf die Neurochordfrage im Speciellen kann man demnach mit geringen Einschränkungen den Satz aufstellen: Die sogenannten Neurochorde (zunächst die des *Mastobranchus* und *Lumbricus*) sind markhaltige Nervenfasern. Der verbreitete Satz, dass markhaltige Fasern nur bei Wirbelthieren vorkämen, ist somit widerlegt.

Schlussbetrachtungen.

Kehren wir nach diesen vergleichenden Ausblicken zu den Neurochorden des *Mastobranchus* im Speciellen zurück.

Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, muss ich die Ansichten Eisig's über die Natur sowohl der Neurochordscheide, als auch des Inhaltes für gleich unrichtig erklären. Erstere, wenn sie überhaupt neurilemmatische Elemente enthält, ist doch jedenfalls durch das Vorhandensein nervenmarkartiger, myelinogener Masse von dem übrigen Neurilemm sehr erheblich verschieden und zeigt vielmehr von allen bisher bekannt gewesenen Dingen am meisten Ähnlichkeit mit der Markscheide der Wirbelthiernervenfasern; der Inhalt aber ist, wenn auch wohl sehr wasserreich, so doch nicht die functionell nebensächliche, fast wässerige Flüssigkeit, wie Eisig glaubt. Die von Eisig für »Nervenfasern« und ihre Degenerationsproducte gehaltenen Bildungen sind sämmtlich als Faltungen, Varicositäten, Myelinformationen auf die Scheide und nicht auf den Inhalt zu beziehen. Wenn endlich Eisig von den dickeren Neurochorden, speciell den sehr dicken gewisser Röhrenwürmer meint, sie seien mit dem »Schema einer Nervenfaser nun einmal schlechterdings nicht vereinbar«, so

muss ich dagegen Folgendes einwenden. Bei dem Ausdruck »Nervenfaser« schlechthin und »Schema« einer solchen wird Jeder zunächst an die Nervenfaser par excellence, an die bestbekannte und am meisten studirte, d. h. die periphere markhaltige Nervenfaser der Wirbelthiere denken müssen. Wenn anders nun das »Schema« einer solchen die Röhre ist, deren Wand vorwiegend aus Mark, deren Inhalt aus wasserreicher, protoplasmatischer Substanz, dem Fortsatz von Ganglienzellen besteht, wenn anders ferner die absolute Größe beziehungsweise Dicke bei einem Schema nichts zur Sache thut: so muss ich Eisig gegenüber behaupten: Mit dem Schema einer Nervenfaser stimmen die Neurochorde des *Mastobranchus* ganz gewiss überein. Es sei aber ausdrücklich bemerkt, dass Eisig mit allen diesen Irrthümern nicht allein dasteht. Insbesondere ist der fundamentalste Irrthum, der großentheils die anderen hervorgerufen hat und der kurz gesagt darin besteht, dass Derivate der Wand auf die Inhaltsmasse bezogen wurden, wie oben gezeigt, von vielen Forschern, u. A. auch von mir selbst bei *Lumbricus* begangen worden. Durch die beiden oben aus einander gesetzten Streitfragen über die Natur der Leydig'schen Punktsubstanz, sowie über die fibrilläre Structur etc. des Achsencylinders ist eine solche Verwirrung entstanden, dass thatsächlich das »Schema der Nervenfaser« bei den Erforschern der Nervensysteme wirbelloser Thiere leicht eine mehr nebelhafte Vorstellung werden konnte. So viel zur gerechten Beurtheilung der Eisig'schen Irrthümer; auch zu meiner eigenen Entschuldigung, wenn diese Schrift durch die Nothwendigkeit einer fast fortwährenden Polemik einen zum thatsächlichen Inhalt nicht in richtigem Verhältnis stehenden Umfang erreicht hat.

Nun noch einige Schlussworte über meine Deutung der Neurochorde und die Begründung derselben. Ich habe oben aus einander zu setzen versucht, wie im Wesentlichen ein Verständnis der physiologischen Function histologischer Elemente erreicht werden kann. Wir sahen, dass wegen der großen Schwierigkeit oder gar technischen Unmöglichkeit directer Versuche nur die Ähnlichkeit, die Analogie mit Elementen von bekannter Function übrig bleibt. Beschränken wir uns aber auch nur auf den Vergleich mit den markhaltigen Fasern von *Palaemon*, so würden wir bis auf Weiteres wegen der weitgehenden Übereinstimmung beider Objecte für beide eine ähnliche Function annehmen müssen. Da aber für *Palaemon* eine andere

Deutung als die functionirender Nervenfasern ausgeschlossen erscheint, so können wir mit allergrößter Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass auch die Neurochorde des *Mastobranchus* functionirende markhaltige Nervenfasern sind[1]. Es bleibt demnach die alte Leydig'sche Auffassung, der sich Claparède, H. Schultze, Langerhans und Vignal im Wesentlichen anschlossen (alle Anderen, so weit mir bekannt, leugneten wenigstens die nervenmarkartige Natur der Neurochordscheide) zu Recht bestehen.

Eisig weist auch darauf hin, dass innerhalb der Capitelliden-gruppe die Neurochorde um so stärker ausgebildet sind, um so freier der Bauchstrang in der Leibeshöhle liegt. Im Zusammenhang mit seinen übrigen Ansichten war Eisig in der That berechtigt, dies als einen weiteren Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Stützfunction der Neurochorde anzugeben. Nachdem es sich aber gezeigt hat, dass diese eine doch wesentlich andere Structur besitzen, als Eisig glaubte, so verliert jene Correlation zwischen Lage des Bauchstranges und Entwickelung der Neurochorde jede Beweiskraft. Zunächst ist auch die Artenzahl der Capitellidengruppe doch etwas gering, um die Gesetzmäßigkeit einer Correlation mit Sicherheit zu beweisen; nehmen wir sie aber auch als erwiesen an, so giebt es in jedem Falle sehr viele mögliche Ursachen einer bestehenden Correlation. Die Parallelität zweier Erscheinungsreihen braucht auch durchaus nicht nothwendig so aufgefasst zu werden, dass die eine ursächlich von der anderen abhängt, sondern es können beide von einer unbekannten dritten abhängig sein. Es wird auch zugegeben werden müssen, dass nur zu häufig sich die Ursachen einer Correlation unserem Verständnis bisher entziehen. Das trifft, glaube ich, auch auf unseren Fall zu.

Man könnte schließlich noch daran denken, dass die Neurochorde wenigstens als Nebenfunction u. A. auch zur Stütze des Bauchstranges dienten. Diese Vermuthung direct zu widerlegen oder zu beweisen, ist zunächst fast unmöglich. Doch halte ich dieselbe (gegen meine frühere in der Regenwurmarbeit ausgesprochene Ansicht) aus mehreren Gründen für unwahrscheinlich. Der Gedanke überhaupt, den Neurochorden eine solche Function zu vindiciren, ist nur bei Denjenigen entstanden, welche die Structur jener Organe in der einen oder der anderen Weise missverstanden haben. Wären

[1] Die Eisig'sche Degenerationstheorie hat auch bereits in das Lehrbuch von Lang Eingang gefunden.

jene Irrthümer nie begangen worden, so wäre wohl Niemand dazu gekommen, markhaltigen Nervenfasern auch nur eine Nebenfunction jener Art zuzuschreiben.

Welche Function nun aber diese Nervenfasern im Speciellen haben — das ist eine weitere Frage, die viel schwerer sich wird entscheiden lassen. Ich selbst habe nur eine ziemlich vage Vermuthung darüber: wenn ich sie trotz ihrer Unbestimmtheit und des Mangels an Beweisen als bloße Möglichkeit mittheile, so thue ich dies in der Voraussetzung, dass das jedenfalls nichts schaden kann, auch wenn meine Vermuthung ganz falsch sein sollte.

Ich habe früher (2) gezeigt, dass die nervösen Vorgänge beim normalen, ruhigen Kriechen eines Regenwurms wahrscheinlich nicht der Art sind, dass ein z. B. von den vorderen Ganglien ausgehender Impuls succesive von Segment zu Segment schreitet und die betreffende Reaction auslöst, sondern dass vielmehr anscheinend ein viel complicirterer Vorgang, gewissermaßen eine Kette von Reflexbewegungen dabei die Hauptrolle spielt, indem nämlich die Action der Musculatur eines jeden Segmentes und ihre mechanischen Folgen den Reiz abgeben für das In-Action-Treten der Musculatur des folgenden Segmentes. Ob und in wie weit diese Dinge für andere Anneliden Geltung haben, müssen weitere Untersuchungen lehren. — Außer dieser ruhigen Locomotion, bei der die auf einander folgenden Segmente successive in Thätigkeit gerathen, besitzen sowohl die Regenwürmer, als auch insbesondere gewisse andere Anneliden eine ganz verschiedene Art der Bewegung; es ist dies eine fast plötzliche Contraction des ganzen Körpers, die insbesondere auf äußere Reize als Fluchtbewegung einzutreten pflegt. Berührt man den halb aus seinem Erdloche hervorschauenden Regenwurm nur ein wenig, so verschwindet er bekanntlich blitzschnell in demselben, eben vermöge dieser zweiten Bewegungsart. Noch auffallender ist letztere bei den Röhrenwürmern, speciell *Spirographis* und *Myxicola*. Die geringste Berührung des Vorderendes ruft eine äußerst energische Contraction des ganzen Thieres hervor; bei *Myxicola* ist dabei, wie schon Claparède hervorhebt, sogar eine relativ äußerst heftige Erschütterung der Hand, mit der man das Thier hält, bemerkbar.

Bei dieser Art von Bewegungen findet (im Gegensatz zu dem ruhigen Kriechen) eine wenigstens nahezu gleichzeitige Contraction der homodynamen Muskeln aller oder fast aller Segmente statt. So weit mir nun die Neurochorde von *Lumbricus* und *Mastobranchus* bekannt geworden sind, sind es im Wesent-

lichen durch die ganze Länge des Wurmes ziehende Nervenfasern, die anscheinend in jedem Segment, d. h. in jedem Ganglion mit anderen Elementen (Zellen oder Fasern oder vielleicht beiden) in Verbindung treten. Ich bin nun auf den Gedanken gekommen, die Fähigkeit der plötzlichen Contraction aller Segmente damit in Verbindung zu bringen. Bei *Myxicola* habe ich auch constatirt, dass diese Art der Bewegung (im Gegensatz zur Kriechbewegung von *Lumbricus*) eine Schnittstelle des Bauchmarks nicht überspringt. Eben dieser Wurm scheint sich außer seinen höchst energischen Fluchtcontractionen äußerst wenig zu bewegen, und in der That ist sein Neurochord dicker, als der übrige Bauchstrang. Werfen wir nun einen Blick auf die Decapoden: auch bei ihnen finden wir die durch ihren colossalen Durchmesser und ihre Länge sich auszeichnenden Nervenröhren: und auch diese Thiere sind durch die Fähigkeit ausgezeichnet, fast gleichzeitig die homodynamen Muskeln der verschiedenen Abdominalsegmente in sehr energische Contraction zu versetzen. Wer einmal diese Thiere in die Hand nahm, weiß, wie heftig sie »mit dem Schwanz schlagen«; ähnliche Bewegungen bewirken im Wasser eine sehr rasche Locomotion. — Doch werden, wie gesagt, erst weitere Vergleiche ein Urtheil darüber erlauben, ob die soeben skizzirte Hypothese irgend welche Wahrheit enthält.

Ich bin bei diesen Untersuchungen von zahlreichen Herren in liebenswürdigster und erfolgreichster Weise durch belehrende Unterhaltungen, Überlassung von Präparaten und mannigfache Anregungen unterstützt worden. Allen diesen Herren meinen verbindlichsten und herzlichsten Dank!

Neapel, Ende Mai 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 8.

Fig. 1. Schnitt durch eine abdominale Längscommissur von *Palaemon squilla*. Osmiumsäure. Zahlreiche Querschnitte durch dickwandige, markhaltige Nervenröhren. Scheide meist etwas concentrisch aufgespalten; Inhaltsmasse (Achsencylinder) verschieden gut conservirt, meist um so besser, je dünner die Wand. Zeiss *C*, aber durch den Lithographen etwas verkleinert.

Fig. 2. Schnitt durch die abdominale Partie des Bauchstranges von *Squilla mantis*. Man sieht nur die Querschnitte von (theilweise geschrumpften) dünnwandigen Nervenröhren sehr verschiedenen Calibers. Inhaltsmasse (Achsencylinder) in den meisten sehr schlecht erhalten. Osmiumsäure. Zeiss *C*, aber durch den Lithographen etwas verkleinert.

- 3. Neurochord von *Mastobranchus* isolirt, in gestrecktem Zustande beobachtet. Faltungen und Varicositäten der Wand nur ganz spärlich und wenig ausgebildet. Zeiss *C*, 2.
- 4. Dasselbe Neurochordstück, etwas contrahirt. Die Faltungen etc. reichlich entwickelt. *C*, 2.
- 5. Ein stark contrahirtes Neurochordstück mit sehr vielen Faltungen und Varicositäten. Apochrom. 4 mm.
- 6. Ein völlig zusammengeschnurrtes Rissende eines Neurochords. Apochr. 4 mm.
- 7. Ein Stückchen *Mastobranchus*-Neurochord, kurze Zeit mit starkem Alkohol behandelt; deutliche Trübung. Zeiss *C*.
- 8. Faserförmige, durch starkes Quetschen und darauf erfolgendes Nachlassen des Druckes entstandene Myelinformation. Zeiss *C*.
- 9. Wie Fig. 8, in etwas anderer Ausbildung.
- 10. Durch Quetschen (in Seewasser) erhaltene Myelintropfen. Zeiss *E*, 4.
- 11. Durch Quetschen entstandene Myelinformationen, die soeben aus einem Neurochordstück sich entwickeln. Zeiss *C*.
- 12. Myelintropfen kurze Zeit mit OsO_4 behandelt. *E*, 4.
- 13. Ein einzelner Myelintropfen; *a* intact, *b* nach Extraction mit Alkohol und Äther. Zeiss *E*, 4.
- 14—19. Querschnitte durch den Bauchstrang von mit OsO_4 gehärteten *Mastobranchus*. Neurochordscheide mit ihren Faltungen, Varicositäten, Bläschen etc. intensiv geschwärzt; Inhaltsmasse in der Zeichnung nicht ausgedrückt, da sie sich als homogen und farblos darstellt. Apochr. 4 mm. Fig. 14, 15 und 16 Schnitte durch die Längscommissuren, 17, 18 und 19 durch Ganglien. Fig. 15 aus den hinteren Theilen des Abdomens; 14 und 16 dagegen aus den vorderen Abdomenabschnitten. In Fig. 14, 15, 16 und 18 sind die verschiedenen Formen der Varicositäten der Neurochordscheide (die von Eisig für degenerirte Nervenfasern etc. gehaltenen Gebilde) besonders gut zu sehen. Fig. 19 ist ein Beispiel für die auch bei Osmiumbehandlung mitunter eintretende Aufspaltung der Markscheide in Schichten. Fig. 18 ist ein Schnitt durch eine der segmentalen Einschnürung nahe Partie, Fig. 17 durch diese selbst; in letzterem Schnitt ist die Schwärzung der Scheide des medianen Neurochords ausgeblieben als Andeutung, dass dort das Mark fehlt.
- 20. Schnitt durch die Gegend einer segmentalen Einschnürung. Markscheide der beiden lateralen Neurochorde unterbrochen, beide durch eine Quercommissur verbunden etc. (vgl. oben pag. 233).
- 21. Schnitt durch die Gegend einer segmentalen Einschnürung; weder an diesem noch anderen Schnitten konnte ich sicher feststellen, ob die beiden Fortsätze derselben Neurochordzelle oder zwei verschiedenen angehören.
- 22. Schnitt durch eine Längscommissur der vorderen Abdomenregion. Härtung mit Sublimatalkohol und Färbung nach Apathy. Die Neuro-

chordscheide zeigt einen geschichteten Bau, indem das Mark durch den Alkohol größtentheils gelöst wurde. Inhaltsmasse zu einem soliden Stabe erstarrt.

Fig. 23. Etwas gezerrtes, versilbertes Neurochord. Von einer (künstlichen) durch die Zerrung verursachten Einschnürungsstelle aus haben sich FROMMANN'sche Linien gebildet. Außerdem Silberniederschlag auf der äußeren und inneren Oberfläche der Neurochordscheide und auf der Oberfläche der zu einem soliden Stabe erstarrten und geschrumpften Inhaltsmasse (des Achsencylinders).

- 24. Segmentale Einschnürung versilbert.
- 25. Dasselbe, jedoch etwas gezerrt, und daher die mittlere Partie zerrissen, Rissenden etwas zusammengeschnurrt; Inhaltsmasse (Achsencylinder) geschrumpft, dunkel gefärbt, und mit FROMMANN'schen Linien versehen.
- 26. Ein Ganglion der vorderen Abdomenpartien isolirt, mit Osmiumdampf behandelt und mit Pikrocarmin gefärbt, zur Demonstration des Verlaufes der Neurochorde. Profilansicht. Rechts ist vorn, links hinten, oben dorsal.
- 27. Schnitt durch die Neurochorde von *Lumbricus*. Härtung mit dünner Sublimatlösung, Färbung nach APATHY. Das dunklere Centrum und die radiale Strichelung der Inhaltsmassen in der Zeichnung etwas übertrieben; vielleicht Kunstproduct.
- 28. Schnitt durch einen der segmentalen Nerven von *Palaemon squilla*. Osmiumsäure.
- 29. Schnitt durch ein Abdominalganglion desselben Thieres. Osmiumsäure.

Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti.

Del

Dott. P. Mingazzini.

Con le tavole 9—11.

Swammerdam[1] per il primo notava che l'intestino dell' insetto perfetto dell' *Oryctes nasicornis* non è di nuova formazione, ma che non è altro che la modificazione dello intestino della larva, consistente principalmente nella riduzione del mesenteron e nella scomparsa del sacco. La spiegazione della fig. 5 di tav. 28 (2. Deel) serve meglio della succinta descrizione, per mostrare i mutamenti dell'intestino durante la ninfosi. L'esofago si allunga e si dilata alquanto, lo stomaco si allunga anch' esso restringendosi molto, i cechi si riducono di altezza e volume per poi scomparire totalmente, il tenue va a sboccare sempre più in basso, lasciando così isolato il sacco, e si inserisce alla fine sulla parte anteriore del retto. L'intestino dell'insetto perfetto, assai semplice in confronto a quello della larva, è dato a tav. 30 fig. 10 (2. Deel).

Ramdohr[2] descrisse l' intestino dell' insetto perfetto di *Melolontha vulgaris*, *Anomala Frischii*, *Cetonia aurata* ed *Osmoderma eremita*: per l'*Oryctes nasicornis* si riferisce all' opera dello Swammerdam. Egli nota che lo stomaco forma la maggior parte dell' intestino di questi animali, mentre che l'esofago è relativamente molto corto.

Nella *Melolontha*, che ha l'intestino lungo circa cinque volte

[1] Bijbel der Nature, Leyden, 1737, 1. Deel, pag. 330.

[2] Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. Halle 1811, pag. 121—128, tav. 7, 8 e 23.

più del corpo dell' animale, lo stomaco è lungo circa i $^2/_3$ dello intiero intestino; il crasso dopo il piloro si restringe, ma poi si dilata alquanto, mentre il retto non è rappresentato che da una leggiera dilatazione ovalare della parte terminale del crasso. L'*Anomala* e la *Cetonia* hanno l'intestino simile alla *Melolontha*; la seconda, dell'intestino della quale dà una figura, non diversifica dalla *Melolontha* che per il retto, che non ha forma ovalare. L'intestino dell' *Osmoderma* è affatto simile a quello della *Melolontha*.

M. De Serres[1] descrisse anch' egli l'intestino di *Oryctes nasicornis* ed anche quello di *Pentodon punctatus*, *Melolontha villosa* e *Cetonia metallica*. In tutti gli intestini di queste specie egli notò cinque parti più o meno distinte e che denominò esofago, ventriglio, stomaco, duodeno e retto.

L. Dufour[2] ha descritto l' intestino della *Melolontha vulgaris*, *Anomala vitis*, *Hoplia farinosa*, *Trichius fasciatus*, *Cetonia aurata* ed *Oxythyrea stictica* e, salvo qualche lieve particolare, poco ha aggiunto a quanto aveva già notato il Ramdohr.

Strauss-Dürckheim[3] distinse nella *Melolontha* una faringe, l'esofago, il ventricolo, il gozzo (nel quale egli sosteneva che vi fosse un apparecchio di ruminazione), che alla sua estremità posteriore si restringe formando il piloro, a cui fa seguito l'intestino propriamente detto, e la dilatazione terminale di questo chiamò retto.

Il Sirodot[4], sebbene non avesse in animo di dare la descrizione dell' intestino dei Lamellicorni, pure aggiunse preziose nozioni intorno all' istiologia e fisiologia dell' esofago e dello stomaco dell' *Oryctes nasicornis*. A lui si deve infatti la scoperta dello strato di cellule salivari dell' esofago, la cui struttura egli descrisse con precisione; inoltre fece uno studio particolareggiato dei follicoli gastrici.

Recentemente il Wertheimer[5] ha dato una descrizione comparata dell' anatomia ed istiologia dell' intestino dell' insetto perfetto di *Oryctes nasicornis* con quello della sua larva. Egli dice che i mutamenti

---

[1] Observations sur les usages des diverses parties du tube intestinal des insectes. in: Ann. Mus. H. N. Paris. Vol. 20. 1813.

[2] Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. in: Ann. Sc. N. (1) Vol. 3. 1824. pag. 234—236, tav. 14 e 15.

[3] Considérations générales sur l' anatomie comparée des animaux articulés. Strasbourg 1828. pag. 257—274, tav. 5 fig. 6—10.

[4] Recherches sur les sécrétions chez les insectes. in: Ann. Sc. N. (4) Vol. 10 1858. pag. 141—189, 251—334, tav. 9—20.

[5] Sur la structure du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis*. in: C. R. Soc. Biol. Paris (8) Tome 4. 1887. p. 531—535.

istiologici non sono affatto così profondi, come potrebbe supporsi dall' osservazione dei mutamenti morfologici di questo organo. Tra le particolarità da lui notate vanno segnalate le seguenti: 1° l'opinione da lui espressa, che le cellule salivari dell' esofago vivano direttamente a spese di quelle della matrice; 2° la scarsezza delle cripte o follicoli gastrici nel mesenteron; 3° la costituzione delle cellule della parte anteriore del proctodaeum, che crede provviste ciascuna di una spina. Inoltre dalla loro struttura egli giunge alla conclusione che siano cellule a funzione assorbente.

Infine vanno segnalati i lavori del Leydig e del Plateau. Il primo[1] quasi contemporaneamente al Sirodot descriveva quelle particolari forme di cellule (scoperte nel 1827 dallo Stein), che il Sirodot trovò nell' esofago e che il Leydig dimostrò nella parte terminale del retto dei coleotteri. Queste cellule furono vedute anche ultimamente dal Wertheimer, il quale, probabilmente non conoscendo il lavoro del Leydig, notava, come fatto curioso, la presenza nella parte terminale del retto dell' *Oryctes nasicornis* di cellule, che avevano una identica apparenza a quelle salivari dell' esofago.

Il secondo[2] poi si è occupato dello studio fisiologico del tubo digerente della *Melolontha vulgaris* e dell' *Oryctes nasicornis*, mostrando che la reazione del succo dello stomaco è alcalina e che nella *Melolontha* vi ha in esso una trasformazione dell' amido in zucchero, il quale viene poi assorbito in loco.

Il presente lavoro, che si può considerare come il complemento di un altro da poco tempo pubblicato[3] sull' intestino delle larve, è stato eseguito sulle seguenti specie di Lamellicorni fitofagi: *Oryctes nasicornis*, *Phyllognathus silenus*, *Anoxia australis*, *Anomala junii*, *Cetonia aurata*, e *Tropinota hirtella*. Furono scelte le stesse specie delle larve per poter istituire meglio i confronti. Come tipo di descrizione è stato conservato l'intestino dell' *Oryctes nasicornis* e, quando le altre specie non sono espressamente citate, la descrizione si riferisce ad esso.

I metodi di preparazione usati sono stati assai semplici a

---

[1] Zur Anatomie der Insecten. in: Arch. Anat. Phys. 1859. pag. 40—43.

[2] Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. in: Mém. Acad. Belg. Tome 41. 1874. pag. 59—65.

[3] Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. Ved. innanzi pag. 1—112, tav. 1—4.

causa della semplicità dell' organo. L'intestino, isolato dall' animale ancora vivente, era posto immediatamente in una soluzione di sublimato per 10 minuti e poi passato nei varî alcool e colorato con carminio boracico, o con ematossilina, o con picrocarminio. Furono fatte sezioni in serie con paraffina. Per l'isolazione della cuticola chitinosa fu adoperata una soluzione piuttosto concentrata di potassa o soda caustica ed il resto dell' operazione eseguito come era praticato per le larve.

Forma esterna.

Oryctes nasicornis. La forma generale dell' intestino di questa specie è assai semplice. Ad occhio nudo ha la figura di un lungo e sottile cilindro, più ristretto dalla parte esofagea che dall' anale. Con una lente d'ingrandimento si distinguono però le tre parti caratteristiche dell' intestino degli insetti.

L'intestino anteriore od esofago è alla sua origine molto assottigliato, e va maggiormente restringendosi verso la parte media, dopo la quale si dilata alquanto, fino alla sua terminazione nel mesenteron. Il diametro della parte dilatata dell' esofago è circa triplo di quello della sua parte più ristretta.

L'intestino medio o stomaco ha alla sua origine una larghezza circa uguale a quella della parte posteriore dell' esofago, ma posteriormente si dilata alquanto, sebbene nel punto, ove termina sull'intestino posteriore, si restringa un poco.

L'intestino posteriore ha alla sua origine una larghezza circa uguale a quella della parte posteriore del mesenteron, sebbene sembri alquanto maggiore a causa delle piccole vescicole, che i due vasi Malpighiani ramificati formano nel punto della loro terminazione. Dopo si restringe alquanto e si mantiene cilindrico fin verso il suo sbocco nell' ano, prima del quale offre una leggiera dilatazione talvolta visibile, altra volta impercettibile.

L'intestino medio per la sua lunghezza, rispetto alle due parti estreme dell' intestino, è alquanto corto, infatti misura circa un terzo della lunghezza dell' intestino posteriore ed è circa un quarto della lunghezza intiera dei due segmenti intestinali terminali. Ecco la media delle misure di due intestini conservati in alcool a 90°

Lunghezza dell' intestino	cm	8,00
- dell' esofago	-	1,40
- dello stomaco	-	1,75
- dell' intestino posteriore	-	4,845.

Phyllognathus silenus. L'intestino di questa specie è sullo stesso tipo di quello dell' *Oryctes nasicornis.* L'esofago è composto di due metà, l' anteriore ristretta, la posteriore dilatata. Lo stomaco è cilindrico e di diametro uguale in tutto il suo percorso. L'intestino posteriore principia alquanto rigonfio, ma ben presto si restringe e diventa cilindrico. Ad una certa distanza dalla sua origine presenta delle piccole borse disposte spesso a verticillo, ma di numero e grandezza variabile. Al disotto di esse si continua per un certo tratto cilindrico. Verso l'estremo posteriore presenta una notevole dilatazione, che in taluni individui può essere assai grande in altri minore, dopo la quale si restringe, diventa cilindrico e tale si mantiene fino al suo sbocco nell' ano.

Anche per i rapporti fra le varie parti si ha una notevole analogia fra l'intestino di questa specie e quello dell' *Oryctes.* Ecco le misure di un intestino conservato in alcool

Lunghezza	dell' intestino	cm	4,5
-	dell' esofago	-	0,8
-	dello stomaco	-	1,00
-	dell' intestino posteriore	-	2,70.

Non è costante la distanza dell' inserzione delle borse dell' intestino posteriore dall' origine di questo. Così su due casi, in uno esse stavano a 6 mm, in un altro a 5,5 mm. Inoltre possono essere inserite a livelli differenti e variare assai di grandezza le une dalle altre, così mentre quelle di un lato possono essere molto grosse, quelle dell' altro possono essere piccolissime.

Anoxia australis. Maggiori differenze si riscontrano nell' intestino di questa specie da quello dell' *Oryctes.* L' esofago è assai corto, appena più lungo della testa dell' animale, ed è stretto ed uniformemente cilindrico. Ad esso fa seguito lo stomaco, che ha la forma di un lungo tubo di egual diametro dappertutto. L'intestino posteriore principia alquanto dilatato a forma di imbuto, ma poi subito si restringe ed in forma di uno stretto tubo va a sboccare in una leggiera dilatazione lunga circa un centimetro. Dopo ritorna nuovamente cilindrico e tale si mantiene fino all' ano, prima del quale si dilata però alquanto.

Vi ha una differenza nei rapporti dello stomaco e le altre parti dell' intestino tra l' *Oryctes* e l' *Anoxia.* In questa specie si è notato infatti che lo stomaco è piuttosto corto rispetto all' esofago ed allo intestino terminale. Nell' *Anoxia* invece lo stomaco ha una lunghezza

maggiore. Dalle misure prese dall' intestino di un individuo conservato in alcool si hanno i seguenti dati

Lunghezza dell' intestino	cm	9,0
- dell' esofago	-	0,5
- dello stomaco	-	5,5
- dell' intestino posteriore	-	3,0.

Dai quali si vede come non solo lo stomaco è più lungo del solo intestino posteriore, al contrario di quanto avveniva nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, ma che esso è ancora notevolmente più lungo della somma dell' esofago e dell' intestino posteriore, mentre nelle altre due specie superiormente descritte raggiungeva appena $^1/_5$ od $^1/_3$ della loro somma.

Anomala junii. L'intestino di questa specie è affatto simile a quello dell' *Anoxia*. L'esofago è stretto, piuttosto corto e si dilata alquanto verso la sua terminazione posteriore. Lo stomaco è lungo, cilindrico, presenta qua e là diverse dilatazioni dovute alla presenza di alimenti. Nel luogo di terminazione verso l'intestino posteriore è alquanto ristretto. L'intestino posteriore comincia con una specie di rigonfiamento bulbare, che presto si restringe e rimane cilindrico. Dopo un piccolo tratto si dilata alquanto e si mantiene così per una certa lunghezza, circa tripla del tratto precedente. In seguito si restringe di nuovo e poi gradualmente si dilata e così termina nell' ano.

Anche per le proporzioni delle diverse parti l'intestino di *Anomala* è simile a quello di *Anoxia*. Si hanno infatti le seguenti misure dall' intestino conservato in alcool

Lunghezza dell' intestino . . .	cm	3,25
- dell' esofago	-	0,30
- dello stomaco . . .	-	1,73
- dell' intestino posteriore	-	1,22

da cui si vede che si verifica in questa specie lo stesso fatto della *Anoxia*, in cui lo stomaco ha una lunghezza maggiore sia dell' intestino posteriore, sia della somma di questo coll' esofago.

Cetonia aurata. L'esofago è molto stretto e leggermente dilatato verso la sua estremità posteriore. Lo stomaco è cilindrico, tutto cosparso di piccolissime villosità, alla parte posteriore è alquanto ristretto. L'intestino posteriore forma dapprima come la continuazione dello stomaco, ma, dopo breve tratto, presenta una dilatazione, la quale si continua con un tubo di stretto diametro, che verso la sua estremità terminale è dilatato alquanto.

Le dimensioni di un intestino conservato in alcool sono le seguenti:

Lunghezza dell' intestino	cm	4,90
- dell' esofago	-	0,50
- dello stomaco	-	3,00
- dell' intestino posteriore .	-	1,40.

Tropinota hirtella. Anche in questa specie l'intestino ha somiglianza con quelli di *Anoxia* ed *Anomala.* L'esofago ha la forma di un corto e stretto tubo, che molto leggermente si dilata verso la sua terminazione posteriore. Lo stomaco è cilindrico, liscio esternamente, con poche pieghe trasverse verso la sua origine. L'intestino posteriore ha forma d'imbuto, dilatato verso il suo principio e in seguito ristretto. Poi acquista un diametro maggiore e per un certo tratto si mantiene uniforme. A questo tratto segue un piccolo restringimento e quindi il canale si mantiene di media larghezza ed uniforme fino all' ano.

Le dimensioni delle diverse parti di un intestino conservato in alcool sono le seguenti:

Lunghezza dell' intestino	cm	3,50
- dell' esofago	-	0,30
- dello stomaco	-	2,20
- dell' intestino posteriore	-	1,00.

Istiologia e fisiologia delle singole parti.

Intestino anteriore od esofago.

La costituzione dell' esofago dell' *Oryctes* è piuttosto semplice, però è un poco più complicata di quella dell' esofago della sua larva.

Lo strato interno di cuticola chitinosa è di spessore variabile, molto sfrangiato nel suo margine esterno, perfettamente omogeneo e trasparente. Lo strato sottogiacente di cellule di matrice si compone di elementi piccoli e disposti piuttosto irregolarmente, i cui contorni non sono bene visibili. Al disotto di queste trovasi, almeno per un certo tratto, uno strato di cellule molto grandi, rispetto a quelle di matrice, ed in mezzo ad esse del connettivo. Questo è lo strato di cellule salivari scoperto dal Sirodot. Ne ho dato una figura (tav. 9, fig. 4) per mostrare la loro posizione. Queste cellule di struttura molto complessa hanno forma tondeggiante, sferica o piriforme e sono provviste di una membrana jalina, di un nucleo molto grande, proporzionato alle loro dimensioni, e contenente sostanza cromatica molto abbondante,

granulare, e con alcuni granuli maggiori, i quali hanno l'apparenza di nucleoli. Il protoplasma della cellula si colora anche esso piuttosto intensamente, come avviene per la generalità delle cellule secretrici, e nel suo interno si trova una vescicola ben delimitata, di forma generalmente ovale. Questa vescicola è ripiena di un liquido jalino, che non prende punto il colore e dentro essa si trova un piccolo tubo chitinoso curvato ad ansa (fig. 5), che partendo da questa cavità esce dalla cellula da un punto qualunque se è rotonda, dall' estremo puntuto se è piriforme, e va terminare nella cuticola chitinosa. Questo tubo chitinoso ha un piccolo canalino centrale, che si distingue anche con ingrandimenti medî. Il tubo attraversa tortuosamente lo strato di chitina, nel cui interno mantiene ben distinta la sua individualità. Esso resiste come l'intima chitinosa alla azione corrodente degli alcali e degli acidi.

Tra queste cellule esiste anche un leggiero strato di tessuto congiuntivo, che si intromette sì fra l'una e l'altra, che fra lo strato di matrice e di muscoli ed esse. Inoltre le trachee mandano sottili ramificazioni, che vanno ad abbracciare esternamente qua e là queste caratteristiche cellule.

Le fibre muscolari non sono molto regolarmente disposte. Internamente se ne vedono alcune longitudinali, all' esterno si trovano le fibre trasverse, che sono piuttosto abbondanti, e nelle sezioni si trovano concentricamente due o tre fibre. Queste fibre sono trasversalmente striate, presentano internamente un gran numero di nuclei di forma ellissoidale od ovalare coll' asse maggiore diretto nel senso della lunghezza della fibra. Tali nuclei hanno un contorno ben netto, che si colora fortemente, e nell' interno mostrano un ben distinto reticolo cromatico. Ve ne sono molti in ogni fibra: si trovano generalmente in una sola riga centrale disposti uno dietro l'altro, alcune volte semplicemente vicini, altre volte strettamente adiacenti e sembrano originati per frammentazione.

Posteriormente si comincia a notare una graduale diminuzione nel numero delle cellule salivari. Quando il diametro del tubo esofageo aumenta, allora l'aspetto, che esso presenta è affatto differente dalla porzione precedente. Infatti lo strato di cellule matrici, che nel tratto precedente era poco sviluppato è qui assai più distinto. Il protoplasma di queste cellule, verso il limite della cuticola chitinosa, si colora molto intensamente. Lo strato di cellule salivari non esiste più o quasi, non vi restano qua e là in alcune sezioni che rare cellule salivari, le quali soprattutto si trovano alla base degli spazî

formati dai villi. Nello spazio intermedio tra i muscoli e l' epitelio di matrice trovasi sempre uno scarso connettivo. Lo strato muscolare trasversale è ridotto ad una o due fibre, provviste internamente di moltissimi nuclei, ed all'esterno si notano i fasci longitudinali a grande distanza gli uni dagli altri. I villi sono poco prominenti e molto numerosi (fig. 1).

Andando ancora più indietro, si notano le seguenti differenze dalle porzioni anteriori. La chitina (fig. 2) si mostra di uno spessore relativamente maggiore. Sotto ad essa vi è poi non immediatamente lo strato di cellule matrici, ma una zona di spessore doppio o triplo di quello della chitina soprastante, formata da una materia non omogenea, che si tinge piuttosto intensamente coi colori, specialmente in vicinanza dello strato chitinoso, da cui è separata mercè un limite netto. Questo strato fa grande contrasto colla zona di chitina, perchè mentre questa è omogenea e trasparentissima e non prende punto il colore, esso si mostra come una membrana variamente pieghettata, fortemente colorata e spesso interrotta da spazi vuoti, irregolari di forma, ed in posizioni differenti. Questo strato è anche nettamente separato dalle cellule matrici, le quali benchè ben distinte pure si mostrano alquanto ridotte in volume. Qua e là alla base dei villi possono scorgersi ancora delle rare cellule salivari. Per il connettivo ed i muscoli questa parte è simile alla precedente. Il numero dei villi è in questa porzione minore che nella precedente, ma la loro altezza è maggiore.

L' aspetto dell' esofago cambia ancora, se si procede maggiormente verso il mesenteron. Infatti (fig. 3) la cuticola chitinosa diminuisce notevolmente di spessore, le cellule sottostanti divengono di volume molto maggiore; ed occupano col loro corpo lo spazio di quello strato inferiore alla chitina, che è stato trovato nel tratto antecedente. I nuclei di queste cellule stanno a circa la metà dell' altezza. Le fibre muscolari qui aumentano di nuovo e, come nel primo tratto, si vedono due o tre fibre concentriche. Il numero dei villi è costante: essi sono otto, di cui generalmente quattro alternati appariscono minori. Questo tratto dell' esofago, che si può chiamare della valvola cardiaca, rimane immutato di costituzione fino alla terminazione col mesenteron, nel quale forma una leggiera ripiegatura interna. Gli elementi dell'esofago sono nettamente separati da quelli dello stomaco[1].

[1] A questa descrizione si può riportare anche l'esofago di *Phyllognathus*.

Le ricerche antecedenti sulla costituzione dell' esofago dell' *Oryctes* sono affatto sommarie ed incomplete. Il Sirodot dice che tanto nella parte anteriore dell' esofago, quanto nella posteriore la struttura è identica, e non descrive particolareggiatamente che le cellule salivari. Il Wertheimer non fa che ripetere quanto viene affermato dal Sirodot, che, come si è visto dalla descrizione precedentemente data, è inesatto, perchè la costituzione dell' esofago varia secondo le sue diverse parti. Egli afferma, e con ragione, che tali cellule sono derivate da quelle di matrice, specializzandosi nella funzione; ma non è esatto che le cellule di matrice servano all'alimentazione delle glandole salivari ed a questa ragione si debba attribuire il loro piccolo volume. È piuttosto lo sviluppo enorme delle cellule salivari, che determina il poco sviluppo di quelle di matrice.

Come secondo tipo di esofago, non ancora da alcuno descritto, scelgo quello di *Anoxia australis*, a cui si può riportare con molta approssimazione quello di *Anomala junii* ed anche quelli di *Cetonia aurata* e *Tropinota hirtella*.

Nella faringe nulla vi è di notevole, se si eccettua la superficie della chitina, che è ricoperta da spine lunghe e sottili, e lo strato di matrice formato da cellule di piccole dimensioni. Le spine vanno scomparendo gradatamente man mano che la faringe va chiudendosi per formare il tubo esofageo, sicchè al principio di questo la chitina si mostra quasi del tutto liscia. Dapprima i muscoli trasversi sono molto numerosi, giacchè si possono contare da cinque a sei fibre muscolari disposte in circoli concentrici. Internamente la matrice colla chitina formano numerosi ripiegamenti o villi, a contorni irregolari, di diverse dimensioni, e le cellule di matrice sono in massima parte costituite di elementi piuttosto grandi, rotondi, col nucleo anch' esso grande, e che contengono nell' interno un tubo chitinoso, che poi va nello strato di chitina e sbocca nel lume dell' esofago. Sono così omologhe alle cellule salivari, che nell' *Oryctes* formano uno strato continuo sottogiacente a quello di matrice. Tra queste cellule ve ne sono anche delle piccole, in ispecie nelle parti rientranti dei villi. Non vi è però una notevole differenza tra le une e le altre, fuori che nella grandezza e nel tubo chitinoso, che è presente nelle maggiori e manca nelle piccole. Però mentre nell' *Oryctes* in ispecie il protoplasma delle cellule salivari era molto abbondante e si colorava intensamente, nell' *Anoxia* è poco abbondante e non si colora che poco e talvolta punto.

In seguito diminuiscono di numero le fibre trasverse, non se ne vedono più che solo due o tre concentricamente disposte. Posteriormente col dilatarsi del diametro dell' esofago, le cellule divengono più piccole, tutte eguali fra loro, e solo raramente si incontrano quelle col canalino chitinoso. I villi anche diminuiscono di numero e rimangono solo in otto, di cui quattro alternati sono maggiori e gli altri quattro minori. Sì gli uni che gli altri sono disposti simmetricamente, e tutti i maggiori sono eguali fra loro, come avviene altresì per i minori. Anche la forma dell' esofago cambia, perchè mentre dapprima era regolarmente circolare, ora si può considerare come quadrangolare e nel mezzo di ciascuno dei lati trovasi un villo maggiore, mentre agli angoli del quadrato stanno i minori. Finalmente all' estremo, verso il limite col mesenteron, le pieghe rimangono solo in quattro, essendo sparite le minori. Qui la chitina ha uno spessore minore che non nel tratto precedente. Le fibre muscolari sono anche esse molto ridotte, perchè in primo luogo le longitudinali sono scomparse e le trasverse sono ridotte solo ad una o due fibre concentriche. La terminazione dei varî strati nello stomaco è netta; e il canale esofageo penetra per un brevissimo tratto nel canale dello stomaco e quindi si ripiega per anastomizzarsi colla parete anteriore di questo.

Se si paragona la conformazione anatomica e la struttura istiologica dell' esofago dell' *Oryctes* con quelle dello stesso organo nell'*Anoxia*, noi vediamo che quest' ultima ci presenta una conformazione primitiva rispetto al primo. Primieramente non vi ha nell'*Anoxia* quella differenza caratteristica fra le cellule salivari e le comuni di matrice, che esiste nell' *Oryctes*, in secondo luogo nella prima le une e le altre sono disposte nello stesso strato, mentre che in quest' ultimo formano due strati ben distinti. Per questo riguardo l'*Anoxia* ci mostra il primo stadio della formazione di cellule salivari. Se inoltre poniamo mente al polimorfismo delle varie parti del tubo esofageo dell' *Oryctes*, in confronto all' uniformità relativa dell' esofago di *Anoxia*, avremo un' altra ragione di trovare una condizione più semplice in quest' ultima specie. Se infine consideriamo la regolarità delle pieghe nella parte estrema dell' esofago di *Anoxia* colla relativa irregolarità di quelle dell' *Oryctes* e la particolare conformazione della terminazione nello stomaco della prima specie, vedremo che la condizione dell' esofago di *Anoxia* è più vicina che non quella dell' esofago di *Oryctes* a quella delle larve dei Lamellicorni. Vedremo in seguito che la conformazione primitiva del canale digerente di *Anoxia* è chiaramente visibile anche in altre parti di esso.

Intestino medio (mesenteron) o stomaco.

L'uniformità della costituzione dell' intestino medio in tutto il suo decorso, e la grande somiglianza, che esso presenta nelle varie specie di Lamellicorni fitofagi è in diretta opposizione colla grande varietà, che si nota nelle due parti terminali dell' intestino, in ispecie nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*. Nell' intestino medio le variazioni sono dovute solo allo stato fisiologico delle cellule secernenti, le quali, come nelle larve, ci mostrano diversissime configurazioni, che fanno variare gli aspetti di questa parte dell' intestino.

Procedendo dall' interno verso l'esterno si notano nel mesenteron i seguenti strati:

a) Un epitelio composto generalmente di due serie di cellule, le une molto sviluppate (funzionanti) le altre molto piccole (di matrice).

In connessione diretta con questo epitelio stanno particolari accumuli di piccole cellule, ai quali venne dato il nome di follicoli gastrici.

b) Un connettivo sottoepiteliare più o meno abbondante, il quale proprio alla base dell' epitelio ha forma di membrana;

c) Uno strato di muscoli trasversi;

d) Un connettivo, che divide i muscoli trasversi dai longitudinali;

e) Uno strato di fibre muscolari longitudinali;

f) Uno strato di connettivo, che sta tra le fibre longitudinali e le ravvolge all' esterno.

Per acquistare una nozione esatta del meccanismo della secrezione è necessario tagliare l'intestino in tutto il suo decorso, per vedere come variano gli aspetti delle sue cellule.

Nel caso più semplice, l'epitelio può essere costituito da uno strato di semplici cellule, tutte perfettamente eguali fra loro e poste su una stessa linea circolare, sicchè le loro estremità libere combaciando perfettamente, circoscrivono un lume intestinale circolare. In questo stato le cellule alla loro estremità libera portano un bel distinto straterello di ciglia, il quale non prende che punto o pochissimo i colori. Queste cellule sono limitate lateralmente da una ben distinta membrana ed hanno un contenuto finamente granuloso, che si tinge mediocremente colle sostanze coloranti, ma che è più denso verso l'estremo libero della cellula, ed un nucleo, che occupa circa la metà dell' altezza della cellula, nel cui interno si trovano granulazioni

cromatiche molto abbondanti e talvolta due o tre nucleoli intensamente colorati (tav. 9, fig. 7).

Più frequentemente però si vede che l'epitelio, invece di essere disposto tutto su una stessa circonferenza, presenta numerosi rialzi regolari dovuti all' ineguale accrescimento delle sue cellule; questi rialzi o villi sono generalmente tutti ugualmente alti. Il protoplasma degli elementi è abbondante, finamente granuloso, si tinge piuttosto intensamente col carminio o coll'ematossilina. Le cellule hanno forma cilindrica, il nucleo si trova circa alla metà della loro altezza, contiene un nucleolo ben distinto e granulazioni cromatiche finissime. Alla parte basilare dell' epitelio stanno numerose piccole cellule ad altezze differenti, le quali rappresentano lo strato, che dovrà rigenerare il soprastante, quando questo avrà compiuta la sua funzione (fig. 6).

Tra questa disposizione dell' epitelio e la precedente sono sempre numerosi gradi di passaggio, i quali sono anche ben distinti per le diverse fasi delle cellule e del loro contenuto.

Ma non si limitano a queste le trasformazioni dell' epitelio secernente dello stomaco, esse sono ancora più numerose e soprattutto più profonde in quelle specie, che, al contrario dell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, si nutrono abbondantemente durante lo stadio di insetto perfetto.

Nell' *Anoxia* e nell' *Anomala* infatti le cellule subiscono profonde modificazioni, che variano moltissimo l'aspetto dell' epitelio dello stomaco.

Invece di trovarsi uniformemente cilindriche, le cellule possono essere claviformi, coll' estremo libero molto rigonfiato e ripieno del succo digestivo, che si colora alquanto intensamente. Così le varie estremità delle cellule non si trovano tutte su una stessa linea, come avveniva negli stadî sopra descritti. Queste estremità rigonfie poi si staccano man mano dal corpo cellulare, finchè non vi restano aderenti che per uno strettissimo peduncolo, il quale finalmente si scioglie e la vescicola ripiena di succo si versa nella cavità intestinale per agire sulle materie alimentari. I nuclei di queste cellule attive si trovano comunemente a circa la metà dell' altezza dell' elemento, sono generalmente rotondi e relativamente meno colorati del protoplasma; hanno un reticolo cromatico ben distinto con granuli piccoli ed un contorno sottile.

In seguito, col proliferare dell' epitelio e colla formazione successiva di numerose vescicole, scompare l'ordinamento a villi dell'epitelio, il lume del canale intestinale è molto impiccolito ed al

disopra delle cellule si vede uno strato di vescicole, disordinatamente disposte. L'aspetto delle cellule è molto cambiato da quello precedente, giacchè mentre dapprima i nuclei erano meno colorati del corpo cellulare, per cagione della notevole quantità di succo gastrico, che in esso si conteneva, ora giacchè il succo è stato quasi totalmente espulso per mezzo delle vescicole, il corpo cellulare si presenta quasi vuoto o con alcuni radi granuli, mentre il nucleo conserva il contenuto primitivo e quindi spicca fortemente per il suo colore sul corpo cellulare (fig. 8).

L'antecedente ordinamento a villi non si riconosce più se non per un maggiore accumulo, e più inoltrato verso l'interno, di nuclei là ove era la parte più prominente del villo.

Le cellule in seguito subiscono una fase degenerativa; in primo luogo per l'aumentata produzione delle vescicole, la quale può giungere a tale che tutto il lume o quasi del canale intestinale ne può essere totalmente obliterato (fig. 9).

Le cellule si mostrano vuote o quasi, con un reticolo molto largo, nelle cui maglie si trova forse un liquido incoloro; inoltre esse perdono i loro contorni, sicchè i nuclei, sebbene ritengano un certo ordinamento, pure non mostrano più di appartenere ciascuno ad un singolo elemento. Anche essi in questo stadio mostrano chiare modificazioni: non sono più ovali, come negli stadî precedenti, coll' asse maggiore parallelo all' asse maggiore della cellula, ma sono rotondi o quasi, ripieni di un liquido omogeneo, che si colora piuttosto intensamente e che si deve considerare come il risultato di una necrobiosi del nucleo, dovuta principalmente alla soluzione della cromatina nel nucleoplasma. Essi contengono generalmente ciascuno nel centro un nucleolo di notevole dimensione, il quale si colorisce fortemente col carminio e coll' ematossilina, tanto che con questa ultima sembra avere un colore nero. Al disotto dell' epitelio si vede uno strato di cellule piccole (di matrice) ma anche esse sprovviste o quasi di protoplasma.

Ulteriormente le degenerazioni sì delle cellule che dei nuclei si fanno anche maggiori; innanzi tutto il disfacimento delle cellule progredisce rapidamente, sì che non si vedono più che alcune membrane presso alle quali stanno i nuclei, principalmente nei punti corrispondenti agli antichi villi; poi molti nuclei si trovano in una fase di degenerazione maggiore, perchè si fanno più piccoli, si allungano nel senso del raggio del canale intestinale, il loro contenuto si modifica prendendo il colore molto intensamente, sì che coll' ematossilina ad esempio si tingono quasi in nero. Talvolta essi sono piri-

formi, colla parte più ingrossata verso il lume del canale intestinale; molti fra essi poi, non stando più nell' interno delle cellule a causa del loro disfacimento, si rendono liberi e si accumulano in ammassi di varie dimensioni nel lume del canale intestinale ravvolti dai resti delle cellule disfatte.

La degenerazione di questi nuclei in molti casi avviene secondo una legge determinata, vale a dire che prima subiscono le modificazioni testè descritte quelli, che si trovano più internamente verso il lume del canale intestinale. Al disotto molto irregolarmente possono stare sia nuclei col contenuto già modificato sia quelli, nei quali ancora si riesce a vedere un reticolo cromatico con granuli piuttosto grossi (fig. 10).

I follicoli gastrici appaiono come nidamenti di maggiore o minore dimensione di piccole cellule strettamente unite assieme, avvolte in una specie di sacco formato dal connettivo sottoepiteliare. Questi follicoli sono aperti verso il lume intestinale e generalmente si trovano tra un villo e l'altro. Le cellule sono ordinate in modo da presentare il loro asse maggiore perpendicolare al raggio del lume intestinale. Esse vengono espulse gradatamente per l'accrescersi delle sottostanti, hanno un corpo, proporzionalmente al nucleo, piuttosto piccolo, il quale si colora alquanto intensamente e talora assai più che il nucleo stesso, specialmente dal lato del lume intestinale. Il numero dei follicoli è generalmente assai grande, ed a seconda del loro maggiore o minore sviluppo, ora trovansi proprio al disotto dell' epitelio, ora giungono perfino al di là dello strato dei muscoli trasversi e stanno nel connettivo interposto tra questi ed i longitudinali (fig. 11 e 12).

Anche i follicoli gastrici seguono per il loro sviluppo lo stesso ciclo dell' epitelio del mesenteron. Quando questo è in uno stadio giovanile, i follicoli si mostrano grossi, ripieni di cellule ben colorate. Io ho potuto constatare questo fatto nel mesenteron di *Oryctes*, di *Phyllognathus*, (fig. 6 e 7) di *Anomala* ed *Anoxia*. Quando invece l'epitelio secernente si mostra in via di degenerazione, per aver già abbondantemente fornito il succo gastrico, anche i follicoli sono poco visibili e spesso di essi non si scorge traccia alcuna, perchè le cellule, che contenevano sono tutte uscite per prendere parte attiva nella secrezione. Se si dà un' occhiata alle figure 8 e 9 e se si paragonano per questo riguardo colle figure 6 e 7 ed 11 e 12, si avrà una prova completa del fatto da me accennato: nelle prime i follicoli mancano, nelle seconde sono più o meno abbondanti e sviluppati.

A causa del loro grande sviluppo vanno segnalati i follicoli gastrici del mesenteron della *Cetonia aurata*. Sono essi che dànno alla parete esterna del mesenteron di questa specie l'aspetto di una membrana papillosa. Osservati al microscopio si vedono consistere di estroflessioni della tunica connettivale, non circondati nella parte protuberante da fibre muscolari. Nel loro interno vi sono piccole cellule con nuclei fortemente colorabili: ma la colorabilità dei loro elementi è massima nella parte dello sbocco verso l'interno del mesenteron.

Mentre nei follicoli gastrici della larva non sono riuscito a scorgere traccia di divisione cellulare per cariocinesi, come sembrava doversi ammettere dalle ricerche del Frenzel e del Faussek, in quelli degli insetti perfetti tale forma di divisione esiste ed è bene sviluppata: essa si trova nei follicoli in periodo di accrescimento, quando sono ripieni di cellule, ed io ho potuto vedere le fasi di monastro e diastro.

Le fibre muscolari del mesenteron si distinguono da quelle delle parti terminali dell' intestino soprattutto per il loro diametro. Esse sono notevolmente più fine di quelle dell' esofago e dell' intestino posteriore. Non sono liscie, come nelle larve, ma striate; presentano una regolare alternanza di zone chiare e scure, evidenti in ispecial modo nell' *Anoxia*. Il loro sarcolemma si ripiega regolarmente e presenta un restringimento in corrispondenza della zona chiara. Si ramificano assai frequentemente ed i rami si anastomizzano colle fibre vicine. La loro lunghezza nelle trasverse è uguale alla circonferenza del mesenteron e nelle longitudinali eguaglia la lunghezza dell' organo. Specialmente le fibre trasverse sono assai più numerose che non nelle larve.

La diversità di struttura, che si presenta nei muscoli del mesenteron delle larve con quelli dello stesso organo negli insetti perfetti, non ci deve recare grande maraviglia, quando si pensi che fatti simili si riscontrano anche in altri gruppi di animali. Ed io cito come esempio il fatto, che avviene nelle Ascidie, dove nelle larve si hanno fibre muscolari striate, mentre nelle forme adulte i muscoli sono totalmente lisci.

La figura data dal Sirodot per rappresentare le fibre muscolari del mesenteron di *Oryctes* è quindi imperfetta, perchè in essa le fibre sono disegnate totalmente liscie.

Le ricerche antecedenti sullo stomaco degli insetti perfetti dei

Lamellicorni si limitarono solo all' *Oryctes nasicornis*, ed il Sirodot fece conoscere la costituzione dei follicoli, descrivendoli con molta esattezza. Il Wertheimer non aggiunse che pochi fatti alla conoscenza del mesenteron di questo insetto. Egli notò che le fibre trasverse e la propria sono più spessi nell' insetto perfetto che nella larva. Non mi sembra giustificata da alcun fatto la sua asserzione che le cellule del mesenteron possono essere disposte a gruppi sopra una cellula epiteliale trasformata. Invece fa notare giustamente come la variabilità dell' epitelio sembra molto notevole, asserzione che si accorda perfettamente colle mie descrizioni dell' epitelio nei varî stadî di vita. In quanto alla sua osservazione sulle cripte o follicoli, che egli dice aver riscontrato in una sola delle sue serie, il fatto è perfettamente d'accordo colle mie descrizioni, giacchè si è visto come l'attività funzionale delle cripte segue quella dell' epitelio e, quando questo è in evoluzione regressiva, le cripte sono vuote, avendo emessi tutti i loro elementi.

Intestino posteriore.

Per le modificazioni, che si trovano nelle varie specie in questa parte dell' intestino dei Lamellicorni, e per una esatta interpretazione delle varie sue parti, è necessaria una descrizione particolare di questo organo nelle singole specie.

Nell' *Oryctes* (tav. 9, fig. 13 e 14) al disotto dello sbocco dei vasi di Malpighi, l'intestino forma dei ripiegamenti o villi di notevoli dimensioni; la chitina ha un forte spessore ed è ricoperta da piccole spine di color giallastro. Al disotto trovasi un epitelio composto di cellule cilindriche, alte, e piuttosto grandi; esse hanno il nucleo, rotondo od ovale, a circa un terzo dalla base. Sotto l'epitelio trovasi un abbondante connettivo fibrillare, con pochi nuclei, che entra nell' interno dei villi e manda le sue ultime ramificazioni anche tra le cellule componenti l'epitelio. Sotto di questo connettivo, speciale per la sua configurazione ed anche perchè prende un colore molto diverso colle sostanze coloranti, trovasi un connettivo lasco e quindi fibre muscolari trasverse e longitudinali, le prime poche e fine, le seconde molte e grosse.

Questa configurazione non si conserva che per un tratto molto breve al disotto dello sbocco dei vasi malpighiani. In seguito, con l'aumentare del diametro dell' intestino, i villi diminuiscono molto di altezza, lo strato chitinoso si riduce assai e con esso anche le spine,

le cellule divengono dappertutto piccole e rotonde ed hanno un nucleo, piuttosto grosso nel centro (fig. 17). Non esiste più il connettivo speciale, e tra l'epitelio e lo strato dei muscoli vi è un leggerissimo straterello di connettivo comune; le fibre trasverse sono poche ed assai fine, le longitudinali numerose e piuttosto grosse. In alcuni punti i villi sono così ridotti che non si vedono qua e là che piccolissimi prolungamenti irregolari.

Il diametro del tubo in seguito diminuisce di nuovo e con esso diminuisce anche il numero dei villi, mentre la loro altezza aumenta; essi sono molto ramificati, spesso ingrossati all' apice; la chitina ha uno spessore maggiore e sulla sua superficie si scorgono serie di brevissime spine: le cellule matrici sono grosse, rotondeggianti, con un grosso nucleo nel centro, di forma ovoidale o sferica. Questa conformazione si fa più caratteristica nella parte posteriore (fig. 16), in cui i villi sono poco numerosi ma lunghi, contorti e ramificati molto ed occupano quasi tutto il lume interno del canale intestinale. In questa parte, i muscoli trasversi sono molto abbondanti ed i longitudinali hanno un diametro trasverso assai notevole e sono molto ravvicinati. Nei muscoli trasversi si possono contare da otto a dieci fibre disposte concentricamente ed anche più.

A questa parte fa poi seguito un tratto assai lungo a struttura caratteristica e che si mantiene uniforme per tutto il suo decorso.

La chitina (fig. 18 e 19) è fittamente ricoperta da lunghe e sottili spine, che si incrociano in tutte le direzioni. Lo spessore della cuticola chitinosa è minimo. Le cellule sono di mezzana grossezza, cubiche od un poco cilindriche, col nucleo sferico verso la base. La estremità libera di ciascuna di esse non è retta, ma ha forma di linea spezzata irregolare, si che le diverse cellule non formano un contorno regolare, ma affatto irregolare. I villi sono numerosi, molto alti si che giungono quasi a toccarsi nel centro e stanno vicini gli uni agli altri. Nel loro interno, al disotto dell' epitelio, trovasi uno scarsissimo strato di connettivo. Il protoplasma delle cellule si colora alquanto fortemente, i loro nuclei sono provvisti di pochi granuli cromatici di grandezza mediocre, le spine al disopra della chitina sono ben distinte per il loro colore giallastro, mentre la cuticola chitinosa è piuttosto incolora. Le fibre muscolari trasverse sono alquanto scarse e di piccolo diametro, mentre le longitudinali sono numerose e di maggior diametro.

Le modificazioni, che si verificano in seguito, verso la parte anale, si riducono alla graduale scomparsa delle spine, le quali poi

mancano totalmente, ed allo spessore maggiore della cuticola chitinosa, mentre che l'epitelio serba costantemente la conformazione, che aveva nel tratto antecedente. Per le fibre longitudinali si ha da notare una grande diminuzione del loro numero (tav. 10, fig. 33 e 34).

Nel *Phyllognathus silenus* la conformazione è molto simile a quella dell' *Oryctes*. Vi è bene rappresentata la prima parte ricca di pieghe grandi e colla cuticola con spine un po' più grosse che nell' *Oryctes*: a questa segue un breve tratto dilatato con poche o punte piccolissime pieghe e con cellule assai piccole. Quindi si trova una parte piuttosto lunga, ricca di pieghe ramificate, la quale si differenzia da tutte le altre, perchè la parete muscolare trasversa è assai potente. Questa termina bruscamente e la parte seguente è caratterizzata dalle spine lunghe e sottili, che rivestono la chitina; si differenzia questa parte dalla omologa dell' *Oryctes* in primo luogo, perchè le spine sono piuttosto rade, poi perchè le pieghe non sono così alte, in terzo luogo perchè la lunghezza del tratto dell' *Oryctes* è molto maggiore di quella del *Phyllognathus*.

Ma ciò che caratterizza questa parte nel *Phyllognathus*, è la presenza di numerose borse, le quali non sono altro che estroflessioni della parete epiteliare. Le fibre muscolari ed il connettivo non vi prendono affatto parte (fig. 28). L'epitelio nelle borse è formato da cellule perfettamente simili a quelle del resto di questo tratto, solo se ne differenziano per la grandezza (fig. 27); esse sono ricoperte da chitina con spine. Del loro ufficio verrà parlato in seguito, trattando del contenuto dell' intestino posteriore.

L'ultimo tratto dell' intestino posteriore si trova ricoperto da una cuticola chitinosa di medio spessore; al disotto stanno cellule piuttosto grandi poligonali e quindi trovasi uno strato, piuttosto debole, di fibre muscolari trasverse; le longitudinali sono a grande distanza ed in piccol numero. Per un tratto, di lunghezza maggiore o minore a seconda degli individui, vedonsi al disotto delle cellule di matrice grosse cellule secretrici analoghe a quelle salivari dell' esofago; esse sono molto più numerose verso l'ano. Spesso tutta l'ultima porzione dell' intestino posteriore si presenta straordinariamente dilatata e contiene una particolare materia, della quale sarà parlato in seguito (fig. 31).

Nell' *Anoxia*, dove è lo sbocco dei vasi malpighiani (fig. 15), le cellule sono alte, cilindriche, coi nuclei alla base; lo strato di chitina ha un piccolo spessore e tra esso e l'estremità delle cellule è uno strato, che prende intensamente il colore. I muscoli trasversi sono fini e poco numerosi, i longitudinali sono invece assai sviluppati.

La sezione mostra villi piuttosto grandi ma poco numerosi, la chitina ha un margine molto sfrangiato.

In seguito i villi aumentano di numero, la loro altezza è media, le cellule sono piccole, cubiche, con un nucleo grosso. I muscoli trasversi sono potenti, mentre i longitudinali sono meno numerosi e più fini che non anteriormente.

Il diametro del tubo quindi diminuisce e con esso anche il numero dei villi, i quali però aumentano in altezza. Il restringimento del diametro continua e con esso anche la diminuzione del numero dei villi, la loro altezza invece aumenta sempre più, sono molto esili, ma variamente ramificati ed in essi sono cellule piuttosto grosse.

A questo tratto fa seguito bruscamente una notevole dilatazione del tubo intestinale, caratteristica per la sua costituzione. In essa la chitina ha un piccolissimo spessore e si hanno caratteristici villi assai ramificati portanti all' apice lunghe e sottili spine. In una sezione trasversa la complicazione si fa notare per le varie ramificazioni, che da ogni parte percorrono il tubo intestinale (fig. 20) ed in una sezione longitudinale si può aver la ragione di tale complicazione, vedendo l'ordinamento dei detti villi (fig. 21). In questa parte i muscoli trasversi sono pochi, mentre i longitudinali sono numerosi, di media grossezza e regolarmente ordinati. Nell' interno dei villi vi è un' abbondante circolazione sanguigna, come può dedursi dai numerosi agglomeramenti di sangue, che si trovano negli spazî vuoti interni dei villi (fig. 22) e le cellule dell' epitelio possono subire quelle stesse fasi degenerative già descritte nelle larve (fig. 26). Infine le fibre muscolari mostrano nel loro interno (fig. 23, 24 e 32), in questa parte meglio che in ogni altra, una grande abbondanza di nuclei prodotti per frammentazione [1].

Gradatamente a questo tratto fa seguito un altro, nel quale i villi caratteristici cominciano a diminuire e con loro il diametro del

[1] L'interpretazione di questo fatto fu inesatta, quando lo descrissi nella nota preliminare a questo lavoro (Ricerche sul tubo digerente dei Lamellicorni fitofagi, insetti perfetti. in: Bull. Soc. Natural. Napoli Vol. 3, pag. 24—30). Le ricerche posteriori mi hanno mostrato che tali apparenze possono anche essere caratteristiche dell' accrescimento delle fibre muscolari, e ciò tanto negli insetti come nei vertebrati (Ad es. *Periplaneta* e *Torpedo*). Quindi ciò che fu da me posto sotto il nome di evoluzione regressiva, va invece interpretato come fenomeno di evoluzione progressiva. I processi sono simili, ma questa seconda interpretazione si presta meglio a spiegare il fatto. Felix, nei muscoli dell'embrione umano, ha puro mostrato questo modo di accrescimento (Zeit. Wiss. Z. 48. Bd. pag. 224—260).

tubo, i muscoli trasversi riappaiono e la chitina ha nuovamente uno spessore maggiore.

Posteriormente il contorno del tubo diventa ristretto e perfettamente circolare, i villi sono così lunghi da toccarsi quasi nel centro, sono all' apice alquanto ingrossati, hanno poche ramificazioni laterali.

A questo tratto ne succede uno di notevole lunghezza, che si distingue dagli altri in primo luogo per avere una sezione ovale, in secondo luogo per il numero molto grande dei villi, i quali sono tutti uguali fra loro e piuttosto bassi. La chitina ha un rilevante spessore, le cellule di matrice sono grosse, ben distinte le une dalle altre, con un protoplasma, che è jalino attorno al nucleo, ma che nel resto è omogeneo, presentando una specie di striatura solo in vicinanza della chitina. Esso si tinge intensamente colle sostanze coloranti ed è diviso da un limite netto dalla chitina, che è trasparentissima e non prende punto il colore salvo che al suo margine esterno. La forma delle cellule è cilindrica, la loro grandezza è maggiore che in ogni altra parte dell' intestino. Esse portano un nucleo rotondo alla loro base, nel quale esiste un ben distinto reticolo di riposo, con due o più granuli maggiori. Anche il plasma dei nuclei si tinge piuttosto intensamente. Al disotto dell' epitelio trovasi uno strato di connettivo, che si distingue specialmente per i nuclei, esso penetra anche fra l'epitelio nelle ripiegature, che fa nell' interno dei villi. Le fibre muscolari non sono che in un solo strato, cioè nel trasverso, non sono molto abbondanti, anzi se ne possono contare solamente due o tre concentriche, di grossezza mediocre, le longitudinali mancano o sono assai rare (fig. 29 e 30).

Il tratto, che segue una *facies* del tutto differente. Non vi ha un graduale passaggio tra il precedente e questo, che è poi la porzione terminale dell' intestino posteriore. È caratterizzato (fig. 35 e 36) per il gran numero di fibre muscolari, che in strati concentrici formano una tunica poderosa a questa porzione dell' intestino. Il numero delle fibre, che si possono contare una concentricamente all' altra, va da 15 a 25. Esse sono altresì ordinate in modo che tutte raggiungono in lunghezza un sesto della circonferenza rettale, e questo ordinamento è così regolare che insieme formano sei settori uguali. Anche l'epitelio segue coi suoi villi l'ordine dei settori muscolari, giacchè non presenta che sei villi, di cui l'apice corrisponde alla parte media del settore, mentre le parti rientranti corrispondono alle estremità. Le cellule sono di mediocre grossezza e la chitina, che le ricopre, ha uno spessore notevole.

L'intestino dell' *Anomala* e quello di *Cetonia* e *Tropinota* presentano una grande somiglianza con quello di *Anoxia*, tale da non rendere necessaria una descrizione particolare. Solo è da osservare che, mentre nel retto di *Anoxia* mancano le cellule grosse simili alle salivari, in quello di *Anomala* ve ne sono alcune, sebbene in numero assai scarso.

Si è visto, parlando dell' esofago, come l'*Anoxia* e l'*Anomala* ci presentano una conformazione primitiva rispetto all' *Oryctes* e *Phyllognathus*. Vedremo adesso collo studio comparato dell' intestino posteriore che si verifica lo stesso fatto in modo da poter concludere per una maggiore primitività dell' intestino dei Melolonthini rispetto agli altri Lamellicorni.

In tutti i Lamellicorni fin qui studiati, in mezzo alle molteplici varietà di struttura, che s'incontrano lungo tutto il decorso dell' intestino posteriore, si possono agevolmente distinguere tre parti differenti per struttura e funzione, e tale divisione è specialmente facilitata dalla particolare struttura, che ci presenta la parte media. Questa si distingue dalle altre in primo luogo per lo spessore minimo della sua cuticola chitinosa, in secondo luogo per la presenza di lunghe e sottili spine, in terzo luogo per la conformazione delle sue cellule, le quali hanno un contorno esterno non rettilineo, ma irregolare. Questa parte ci ricorda in particolar modo il sacco delle larve, il quale ha gli stessi caratteri, sebbene in una maniera molto più accentuata. Si è visto che la maggiore complicazione della parte media si trova nell' *Anoxia* e nell' *Anomala* ed in generale nei Melolonthini per la presenza di particolari villi, sui quali trovansi le spine. Nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* tali villi mancano e la conformazione è più simile al resto dell' intestino (Si paragonino le fig. 18 e 20) e le spine sono sparse dappertutto.

Inoltre ho potuto vedere effettuarsi nelle cellule di questa parte dell' *Anoxia* l'assorbimento in modo affatto simile a quello già descritto nelle larve: e la cuticola chitinosa isolata col metodo della potassa mostrava nelle parti rientranti dei villi, là ove mancano le spine, gruppi irregolari di pori canali, necessarî per l'effettuarsi dell' assorbimento.

Così dunque tanto per la struttura, quanto per la funzione noi possiamo ritenere omologa questa parte media dell' intestino posteriore degli insetti perfetti alla parte media del proctodaeum della larva, vale a dire al sacco. Il fatto della maggiore complicazione, che si riscontra nella parte media dell' *Anoxia* ed *Anomala*, mostra il

minore differenziamento, che è avvenuto nell' insetto perfetto, mentre la semplicità di conformazione dell' *Oryctes* e *Phyllognathus* parla in favore di una evoluzione maggiore subìta dal loro intestino posteriore.

Nè si arrestano qui le ragioni, che parlano in favore di una maggiore primitività dell' intestino dei Melolonthini. Se prendiamo a considerare infatti la porzione terminale dell' intestino, vedremo che nell' *Anoxia*, ad esempio, si ha quel particolare ordinamento di muscoli e di epitelio a sei settori, come si è riscontrato nelle larve, mentre nell' *Oryctes* e *Phyllognathus* tale conformazione non esiste o deve essere assai oscuramente accennata. Inoltre la mancanza totale, nell' *Anoxia*, delle grosse glandole unicellulari nella parte ultima del retto ed invece la loro presenza nel *Phyllognathus* e nell'*Oryctes*, ci fa vedere che il retto, come l'esofago di questi ultimi animali, è più altamente evoluto che non nei Melolonthini.

Merita particolare attenzione lo studio del contenuto dell' intestino posteriore dei Lamellicorni, il quale in alcuni casi, come ad esempio nel *Phyllognathus silenus*, è in proporzioni considerevolissime ed a mio parere deve avere una funzione importante nella vita dell' animale.

Questo contenuto è in gran parte formato dal prodotto di secrezione dei vasi malpighiani, accumulato ivi tanto durante lo stadio di ninfa quanto in quello d'insetto perfetto. Nel caso dei Dynastidi, che durante lo stadio d'insetto perfetto prendono poco o punto alimento, il contenuto dell' intestino posteriore è formato quasi esclusivamente dai prodotti di secrezione dei vasi malpighiani, ma nel caso dei Fillofagi e degli Antobî esso è mescolato coi residui indigeriti degli alimenti; così ad esempio nelle *Oxythyrea* e *Tropinota*, che vivono sui fiori, specialmente di composite, vi era mescolata una grande quantità del polline di queste piante, e nei Coprofagi si trovavano i residui indigeriti delle materie stercorarie dei vertebrati erbivori.

Però in tutte le specie da me esaminate, la quantità del contenuto dell' intestino posteriore era mediocre, e nessuna specie poteva stare al paragone col *Phyllognathus silenus*, e perciò il presente studio è solo riferito a questa specie.

L'accumulo di questa materia si fa principalmente nella parte posteriore del retto, la quale talvolta ne è talmente riempita da somigliare ad una grossa vescica, che pel colore del contenuto è giallastra, e se si taglia col microtomo, tutti i villi sono scomparsi e non rimane che una piccola traccia di essi in forma di leggierissimi rialzi.

La materia contenuta ha un colore giallo bruno ed è più o meno fluida a seconda degli individui. Ha una reazione acida ed un odore intenso di orina. Osservata col microscopio si trova che è costituita da un' immensa quantità di piccole granulazioni sferiche, quasi tutte di uguale grandezza, natanti in un liquido incoloro o leggiermente giallastro. La reazione della murexide (cioè sciogliendo la materia in acido nitrico, facendo poi evaporare leggiermente e quindi trattando con ammoniaca) svelò subito la presenza dell'acido urico colla caratteristica colorazione rossa. Come avviene per la reazione dell' acido urico, trattando poi la murexide con una soluzione di soda o potassa, il colore diviene violaceo e dopo poco tempo giallo.

Si trattava dunque di un urato, che, per la sua forma, riferisco all' urato di soda e potassa[1], che concordemente prima il Sirodot, poi il Plateau e lo Schindler[2] stabilirono esistere normalmente nei vasi malpighiani dei Lamellicorni fitofagi. Inoltre questo urato non è simile a quello, che si riscontra nei vasi malpighiani dei Lamellicorni e dello stesso *Phyllognathus*. Infatti dal carattere della grande solubilità nell' acqua, il Sirodot stabiliva che l'urato contenuto nei vasi malpighiani doveva essere l'urato neutro, perchè l'urato è acido difficilmente solubile. Invece le prove da me fatte sui granuli del *Phyllognathus* mi mostrarono una relativa insolubilità, quindi l'urato deve essere acido. Ed io suppongo che la lunga dimora, che il prodotto dei vasi malpighiani deve fare nell'intestino posteriore, effettui un tal cambiamento per opera dell' acido carbonico esalato dalle pareti intestinali. E tale supposizione è convalidata dall' esperienza del Sirodot, che mostrò, come sotto l'influenza dell' acido carbonico l'urato neutro di soda si trasformi in uratoacido.

Che vi sia differenza chimica fra i granuli contenuti nell' intestino posteriore e quelli dei vasi malpighiani, lo mostra del resto la diversa solubilità degli uni e degli altri. I granuli dei vasi malpighiani del *Phyllognathus* sono facilmente solubili, al contrario quelli del retto lo sono poco o punto. Inoltre nei preparati d'intestino, mentre le sezioni del retto mostravano inalterati i granuli nell' interno, quelle dei vasi malpighiani non ne presentavano alcuno.

Ho trascurato l'analisi della parte liquida della materia ed ho

---

[1] Le ricerche chimiche del Dr. U. Milone, che gentilmente mi analizzò la materia, dettero per risultato essere questo un miscuglio di urato di soda e di potassa. Nella nota preliminare io aveva detto essere solo urato di soda.

[2] Beiträge zur Kenntnis der Malpighi'schen Gefäße der Insecten. in: Zeit. Wiss. Z. 30. Bd. 1878. pag. 587—660, tav. 38—40.

fatto solo delle prove microchimiche con la parte solida. In primo luogo essa si mantiene inalterata col disseccamento a temperatura ordinaria. Si ritrova anche dopo parecchi mesi nell' interno degli animali disseccati ed ha lo stesso aspetto e proprietà di quella contenuta nell'animale vivente.

Ho ottenuto i caratteristici cristalli dell' acido urico dopo il trattamento con acido cloridrico (fig. 37), tanto dopo pochi momenti che questo vi veniva in contatto, quanto dopo 24 ore. Coll' acido solforico si avevano altre forme riferibili anch' esse a quelle dell'acido urico (fig. 38) e dopo 24 ore i cristalli si mostravano pure colorati in giallo bruno. L'acido nitrico col venire a contatto della materia determina una viva effervescenza. Anche il trattamento coll' acido cromico in soluzione all' uno per cento determinò la produzione di particolari forme di acido urico cristallizzato (fig. 42). Degli acidi organici ho scelto l'acido acetico, che produce le caratteristiche tavolette esagonali dell' acido urico (fig. 39), e l'acido ossalico in soluzione satura, dal quale furono pure ottenute forme particolari di cristalli dell' acido urico. Colla glicerina si ebbero pure particolari forme cristalline (fig. 40 *b*).

L'azione dell' acqua sarà descritta con maggiori particolari. Se una parte della materia contenuta nel retto si pone in acqua distillata, per esempio entro un vetrino di orologio, e vi si tiene anche per ventiquattro ore, la massima parte di essa rimane insolubile. Una gran parte però della sostanza colorante si mescola all' acqua, che piglia un colore giallastro. All' acqua viene trasmesso anche l'odore particolare di orina, e se colla carta di tornasole se ne prova la reazione, si trova che è debolmente acida. La sostanza granulosa è più pesante dell' acqua e si raccoglie in fondo alla concavità del vetrino. Dopo poco tempo che si è posta in acqua, se si osserva al microscopio, si comincia a vedere dei cristalli, alcuni dei quali raggiungono dimensioni assai notevoli (fig. 40 *a*). Alcuni sono tabulari ed hanno una figura rettangolare, altri sono esagonali, con due lati opposti maggiori degli altri, taluni si presentano con lati variamente spezzati. Si trovano altresì forme di cristalli anche esse comuni, piccole rispetto alle precedenti e non più tabulari, sibbene massiccie e, che presentano una faccia con strie trasverse parallele, variamente interrotte, e nel centro della faccia corre longitudinalmente un solco chiaro e splendente; altre forme di cristalli anche essi massicci presentano forme diverse o tutt' affatto irregolari. Gli uni e gli altri di questa seconda varietà sono intensamente colorati in giallo bruno.

A temperatura ordinaria gli effetti prodotti dall' acqua si limitano a quelli ora descritti, ma se si scalda ad una temperatura di 60° a 70° C., l'acqua, in cui si trova la sostanza granulosa ed i cristalli. si ha una soluzione abbastanza rapida dell' una e degli altri e col raffreddarsi del liquido si ha la formazione di cristalli in massima parte differenti da quelli, che si erano ottenuti nell' acqua a temperatura ordinaria (fig. 41), e tutti sono colorati intensamente in giallo bruno.

In un caso patologico ho anche trovato ammassi di cristalli di acido urico di forma esagonale, in luogo dell' urato granuloso. Questo caso era dovuto ad un' infezione di anguillule, le quali si trovavano in istato di uova in segmentazione nei tessuti e nel lume del canale intestinale. Le modificazioni chimiche e fisiche prodotte dallo sviluppo di queste uova avevano alterato la costituzione dell' urato, e l'acido urico reso libero si era cristallizzato.

La quantità di materia, che si trova nell' intestino posteriore, è sempre rilevante: essa può salire a cinque o sette millimetri cubici, i quali rispetto alla mole dell' animale sono veramente una enorme quantità. L'odore da essa emanato è anche molto intenso, sì che può sentirsi anche a qualche metro di distanza, quando in un piccolo spazio vi sono molti individui di questa specie. Gli animali si servono di tale materia. Infatti se vengono inseguiti per essere catturati, ne emettono una piccola parte dal retto, se sono prigionieri, ne espellono pure, ed anche l'emettono durante l'accoppiamento, e da tutti questi fatti io penso che la secrezione dei vasi malpighiani sia utilizzata dagli individui del *Phyllognathus* a due scopi, cioè nella lotta per l'esistenza e nella lotta sessuale, vale a dire per cacciare i nemici, che volessero farne preda, i quali disgustati dal disgradevole odore non li mangerebbero, ed anche per eccitamento durante la copula e forse prima. Non vi ha ragione per escludere l'una o l'altra ipotesi quando si pensi che negli insetti sono sviluppati molti organi sia per l'una, sia per l'altra funzione o per entrambe, mentre che in questa specie la funzione sarebbe in un certo modo primitiva, perchè sarebbe compiuta non da organi speciali, ma da una esagerazione nella secrezione dei vasi di Malpighi, il cui prodotto verrebbe utilizzato.

Rimane ora a descrivere il contenuto delle borse dell'intestino posteriore nel *Phyllognathus*. In massima parte esso consiste di piccoli corpuscoli ovali fusiformi, tutti perfettamente uguali di forma e dimensione. Sono costituiti da una teca esterna, un contenuto rifrangente stratificato e nel centro o quasi alcuni granuli splendenti di vario numero e dimensione (fig. 44 *a*). Trattati con

acido cloridrico, nitrico e solforico resistettero anche dopo un giorno, senza mostrare apparente alterazione interna od esterna, e lo stesso effetto ebbi con forti soluzioni di potassa e soda caustiche. Gli stessi acidi bollenti li disfacevano con una certa lentezza (fig. 44 *c*). Coll'alcool, colla glicerina e col calore mostrano alterazioni caratteristiche, specialmente coll' alcool il contenuto sembra contrarsi, effetto, che si produce anche colla glicerina (fig. 44 *b*) dovuto forse alla perdita di acqua. Per la resistenza notevole agli acidi ed agli alcali si può ragionevolmente supporre che l'involucro esterno di tali corpuscoli deve essere di chitina od un composto affine. Per la loro forma e per il contenuto (specialmente per la presenza dei granuli splendenti nel centro) non si rassomigliano che alle pseudonavicelle delle gregarine, ad es. a quelle date a fig. 15 e 25, tav. 2 della classica opera di Lieberkühn[1]. La resistenza agli acidi ed agli alcali viene in tal modo spiegata, perchè è conosciuto come talvolta le pseudonavicelle delle gregarine abbiano un involucro chitinoso.

Io suppongo che esse siano state prodotte dall' incistamento delle gregarine esistenti in gran numero nel mesenteron delle larve degli stessi animali. Infatti al sopravvenire dell' epoca della metamorfosi della larva, le gregarine, che esistono nel suo mesenteron, non trovano più alimento e possono subire le fasi d'incistamento e dar luogo alle pseudonavicelle. In ciò esse subirebbero fasi di vita analoghe a quelle delle anguillule, che vivono nel proctodaeum delle larve dei Lamellicorni, le quali all' epoca della ninfosi della larva diverrebbero sessualmente mature e depositerebbero le uova nei tessuti in istiolisi. Ed il fatto per questi ultimi animali è convalidato dal trovarsi le uova di questi vermi sparse nei tessuti dell' animale adulto, ed anche, come ho potuto ultimamente constatare, nelle larve di *Oryctes* e *Tropinota*, negli individui in primavera, che sono giunti allo stato ultimo della vita larvale e pronti a trasformarsi in ninfe[2].

Sebbene non abbia potuto ottenere, come per le anguillule, lo sviluppo diretto delle piccole gregarine dalle pseudonavicelle tenute in terra umida, pure mi sembra che ci siano ragioni sufficienti per potere asserire, con una certa approssimazione, come tali corpuscoli non possano appartenere ad altro animale od essere parte di altri esseri organizzati od un prodotto speciale del *Phyllognathus*.

La ragione, per cui tali corpuscoli non possono essere prodotti

[1] Évolution des Grégarines. Mém. cour. et mém. d. sav. étrang. Tome 26.

[2] Quest' ultimo fatto io l'aveva solamente supposto nella mia nota preliminare a questo lavoro e l'ho poi potuto verificare nella passata primavera.

dallo stesso animale, sta in ciò che essi non trovansi in nessuna altra parte del tubo digerente, nè anteriore nè posteriore, nè provengono dai tubi di Malpighi. In secondo luogo essi non possono essere prodotti in situ, perchè descrivendo la struttura delle borse, si è visto che esse sono ricoperte da chitina imperforata.

Oltre della somiglianza, che tali corpuscoli hanno colle pseudonavicelle di gregarine, vi sono le seguenti ragioni, che parlano a favore di tale ipotesi.

In primo luogo la presenza costante di particolari cristalli di grandi dimensioni e forme speciali, tali da farli ritenere per fosfato ammonico-magnesiaco, e qualche volta anche di cristalli di varia grandezza di ossalato di calce (fig. 43 *a*, *b*). Ora è generalmente noto che spesso nelle cisti di gregarine e di psorospermi vi sono accumuli di cristalli di simile natura.

In secondo luogo vi è il fatto della presenza di una materia granulosa giallastra, nella quale stanno tanto i corpuscoli quanto i cristalli. Questa materia è il risultato della decomposizione delle cisti, in cui le pseudonavicelle furono formate, giacchè in alcuni casi pezzi delle pareti delle cisti, colorate in giallo brunastro, si trovavano nelle borse, ancora intatti.

Questo fatto, oltre che rischiarare la biologia di questi parassiti, serve anche a dare ragione della presenza costante nell' intestino posteriore del *Phyllognathus* di quelle borse, in cui sono contenute le pseudonavicelle. Per lo scopo della digestione o dell' assorbimento io non vi posso vedere alcuna particolare ragione della loro presenza, perchè non hanno comunicazione alcuna colle cellule di matrice. Invece, per la loro incostanza nella posizione, forma, grandezza e numero, esse possono assai meglio supporsi derivate dallo incistamento in quel punto di varie gregarine delle larve. E nemmeno possono supporsi adattamenti secondari di organi destinati ad altre funzioni, perchè anche nelle specie vicine, come l'*Oryctes nasicornis*, non si riscontra traccia alcuna di esse. In quest' ultima specie invero ho trovato, in uno o due casi nell' interno dell' intestino posteriore trattato con potassa, dei corpuscoli simili, che si possono riferire a pseudonavicelle provenienti dalle gregarine della larva. La ragione della mancanza delle borse nell' *Oryctes*, quando le gregarine sono presenti, ed invece della costanza, con cui si ritrovano nel *Phyllognathus*, si può ricercare nel fatto che in quest' ultima specie le gregarine costantemente si trasformano durante lo stato di crisalide, mentre forse nell' *Oryctes* le specie delle gregarine

subiscono la trasformazione in pseudonavicelle, quando l'animale è allo stato di larva. Solo in casi rari nell' *Oryctes* avviene ciò che è costante nel *Phyllognathus*, ed a questo fatto si può attribuire la mancanza delle borse nell' intestino posteriore dell' *Oryctes*.

Sulla struttura dell' intestino posteriore dei Lamellicorni non si hanno altri dati che le nozioni assai succinte del Wertheimer sull'*Oryctes*. Egli però dice che, nella parte corrispondente al sacco della larva, ciascuna cellula porta una lunga spina inserita sulla cuticola, mentre dalle mie osservazioni le cellule possono produrre ciascuna anche due o più spine. Sostiene inoltre che nel tratto posteriore a questo le cellule sono più grosse ed hanno i caratteri di cellule assorbenti. Quali questi siano, secondo il suo parere, in cellule coperte da chitina, egli non dice, ma le mie osservazioni, fondate specialmente col confronto dell' *Anoxia*, mi portano alla conclusione che nell' *Oryctes* la parte assorbente deve essere lungo il tratto coperto da spine e non nel posteriore. Non ho direttamente riscontrato nella parte ultima del retto dell' *Oryctes* le grosse glandole unicellulari, ma concordo in questo punto col Wertheimer, partendo specialmente dal confronto col *Phyllognathus* nel quale ho trovato per un lungo tratto del retto sotto l'epitelio di matrice, qua e là le grosse glandole unicellulari simili a quelle dell' esofago. E la costituzione dell' intestino di *Phyllognathus* è così simile a quella di *Oryctes*, da potersi volentieri ammettere quanto ha visto il Wertheimer, sebbene il fatto non sia stato convalidato.

Considerazioni generali.

Noi abbiamo visto che nell' intestino dell' insetto perfetto si possono riconoscere le stesse parti che funzionano e sono costituite in modo simile che nella larva. L'esofago nelle forme più semplici, come *Anoxia* ed *Anomala*, ha una conformazione simile a quella della larva. Lo stomaco, sebbene più semplice di quello delle larve, pure funziona ed ha le stesse particolarità. Il processo di secrezione si mostra conforme a quello della generalità degli animali perchè, è stato trovato identico dal Plateau[1] nei miriopodi e negli aracnidi, dal Frenzel nei crostacei[2] e da molteplici

[1] Recherches sur les phénomènes de la digestion chez le Myriapodes. in: Mém. Acad. Belg. Tome 42. 1876. Note sur les phénomènes de la digestion etc. chez les Phalangides. in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 42. 1876. Recherches etc. sur les Aranéides dipneumones. ibid. Tome 44. 1877.

[2] Über den Darmcanal der Crustaceen etc. in: Arch. Mikr. Anat. 25. Bd. 1885. pag. 137—190.

autori nei vertebrati[1]. Nell' intestino posteriore noi abbiamo visto esistere le tre parti essenziali corrispondenti al tenue, sacco e retto delle larve e funzionanti similmente.

Dall' insieme dell' organizzazione dell' intestino, dallo studio istiologico e fisiologico delle sue varie parti, noi vediamo confermato perfettamente quanto già si poteva dedurre dallo studio dello stesso organo nelle sole larve, vale a dire che gli intestini di *Anoxia* ed *Anomala* ed in generale dei Melolonthidi si mostrano poco differenti da quelli di *Cetonia* e *Tropinota*, ma assai più primitivi di quelli di *Oryctes* e *Phyllognathus*. L'anatomia comparata di questo sistema è quindi in accordo completo con quanto si era dedotto dalla organizzazione esterna, dalla fisiologia e paleontologia[2] e dallo studio del sistema nervoso[3], e la posizione sistematica dei diversi gruppi è perfettamente disposta. Lo studio degli organi genitali e dell' embriologia stabilirà ancora meglio queste differenze.

Ma queste differenze, dovute ad una causa filogenetica, non ci devono far perdere di vista altre, che hanno la loro base unicamente sulla biologia delle specie e che pure possono gettare una luce importante sul valore fisiologico delle varie parti del sistema digerente. Intendo parlare cioè del mesenteron e della sua influenza nel far variare la lunghezza del canale intestinale in relazione alla specie di nutrimento. Già abbiamo visto nella prima parte che il mesenteron nei Dynastidi si mostra notevolmente corto in confronto alla lunghezza dell' intiero intestino ed anche rispetto all' intestino posteriore. Nei Melolonthidi ed Antobî esso raggiunge una lunghezza alquanto maggiore, appunto a causa della più grande funzionalità, che ha nelle specie appartenenti a questi gruppi. Ma dove esso raggiunge una

[1] Paneth, Über die secernirenden Zellen des Dünndarm-Epithels. in: Arch. Mikr. Anat. 31. Bd. 1888. pag. 113—191. Steinhaus, in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abth. 1888. pag. 311—322.

[2] I sistematici si sono trovati sempre d'accordo a porre i coprofagi alla testa della famiglia, come i più evoluti, quindi i Dynastidi come evoluti per altri caratteri e poi i fitofagi. P. Mayer (Ontogenie und Phylogenie der Insecten. in: Jena. Zeit. Naturw. 10. Bd. 1875) esprime pure il parere che i coprofagi siano di più giovane data dei fitofagi, conclusione alla quale, partendo da dati fisiologici e paleontologici, sono arrivato più tardi io stesso (La concimazione del terreno vegetale per opera di alcuni Lamellicorni. Roma 1887, pag. 37—38), non conoscendo il lavoro del Mayer.

[3] Brandt, Ed. K. Sistema nervoso dei Lamellicorni (in russo). Fra i Melolonthidi da lui studiati il *Rhizotrogus* e l'*Anomala* sembrano avere un sistema nervoso più semplice di quello degli altri Lamellicorni.

lunghezza notevolissima, è nei coprofagi ove fa aumentare assai la lunghezza del tubo digestivo. E ciò è in relazione alla qualità del nutrimento, perchè il valore nutritivo degli sterchi è secondo le ricerche chimiche di Henneberg e Stohmann circa la metà di quello delle erbe e dei fiori, di cui si nutrono tanto i vertebrati erbivori. quanto i Lamellicorni fitofagi. Io porto qui a cagion di esempio un confronto dei rapporti, che passano fra le diverse parti dell' intestino nell'*Anoxia australis* e nello *Scarabaeus semipunctatus*. In questa specie dall' intestino conservato in alcool di un individuo si hanno le seguenti misure: Lungh. int. 14,80 Lungh. esofago 0,55 Lungh. stomaco 12,75 Lungh. int. post. 1,5: e confrontando il mesenteron di questa specie con quello dell' *Anoxia* dato a pag. 271 si hanno i seguenti rapporti.

Nell' *Anoxia* il mesenteron sta alle parti terminali dell' intestino come 1,57 : 1, nello *Scarabaeus* come 6,21 : 1. Da cui si vede che viene aumentata la superficie (in questo caso particolare la lunghezza) del mesenteron col diminuire del valore nutritivo dell' alimento. Del resto una semplice occhiata alla tabella seguente basta a mostrare la legge della lunghezza dell' intestino nei Lamellicorni coprofagi e fitofagi.

I Nome delle specie	II Lunghezza del corpo	III Lunghezza dell' intestino	IV Rapporto fra la lunghezza del corpo e quella dell' intestino	V Media generale della colonna IV
Lamellicorni coprofagi	Media[1]	Media[1]		
Scarabaeus laticollis Lin.	1,80	24,00	1 : 13,33	
Gymnopleurus mopsus Er.	1,19	15,75	1 : 13,26	
Bubas bison Lin.	1,78	17,90	1 : 10,05	
Onitis melibaeus Muls.	1,57	17,00	1 : 10,82	1 : 10,19
» *furcifer* Rossi	1,70	15,00	1 : 8,82	
Geotrupes stercorarius L.	2,13	20,50	1 : 9,62	
» *laevigatus* Fab.	1,57	8,56	1 : 5,55	
Lamellicorni fitofagi				
Phyllognathus silenus F.	2,25	3,80	1 : 1,68	
Oryctes nasicornis Lin.	3,15	8,80	1 : 2,79	
Anoxia australis Schönh.	2,36	11,15	1 : 4,72	
Anomala junii Duft.	1,29	4,40	1 : 3,41	1 : 3,07
Cetonia cardui Gyll.	2,02	5,10	1 : 2,52	
Cetonia aurata Lin.	1,91	5,80	1 : 3,03	
Oxythyrea stictica Lin.	1,09	3,65	1 : 3,34	

[1] Le medie sono generalmente ottenute da dieci individui e gli intestini misurati allo stato fresco.

Questa tabella dimostra la grande influenza, che il regime coprofago ha avuto sull' intestino, influenza che si è in totalità fatta risentire sul mesenteron, che è l'organo attivo della digestione degli insetti.

Intorno alle glandole salivari dei coleotteri si hanno poche nozioni[1] e per i Lamellicorni la maggiore dimostrazione è stata data dal Sirodot, il quale minuziosamente descrisse lo strato di grosse cellule nell' esofago di *Oryctes* e di altri pochi Lamellicorni fitofagi (*Melolontha* e *Cetonia aurata*). In questi ultimi tempi il Gazagnaire[2], dopo aver fatto delle ricerche su poche famiglie di pentameri, ma specialmente di Idrofilini, pretende di aver dimostrata l'esistenza in tutti i coleotteri delle glandole salivari, localizzandole in particolari cellule glandolari, che si trovano nel labbro inferiore delle specie da lui studiate. Senza dimostrare che la secrezione di tali cellule sia realmente salivare[3] e senza badare ai risultati delle ricerche del Leydig[4] sulle glandole del tegumento dei coleotteri, le ricerche del Gazagnaire non hanno, in questo senso, alcun valore. È noto infatti dalle ricerche del Leydig che specialmente nei coleotteri acquatici le glandole del tegumento sono numerosissime e sparse in ogni luogo. Il Leydig dice di averle trovate nei palpi, nella testa, nel torace, nei piedi, nelle elitre e pure in quella parte del tegumento dorsale coperta dalle ali[5]. Non parrà strano quindi che si trovino pure nel

[1] Frey e Leuckart (Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere, Leipzig 1847. pag. 75) parlano di glandole salivari in molti Eteromeri ed aggiungono che sono rudimentali in molte famiglie e ad es. nei Lamellicorni. Siebold e Stannius (Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Berlin 1848. 1° Vol. pag. 604) accennano a glandole salivari più o meno sviluppate in Eteromeri, Curculionidi, Cerambicidi, Crisomelidi e Coccinellidi. Leydig (op. cit. pag. 59—60: 4. Über die Speicheldrüsen) cita i seguenti coleotteri con glandole salivari: *Lucanus cervus, Leptura, Trichodes apiarius* e *Coccinella*.

[2] Des glandes salivaires dans l'ordre des Coléoptères. in: Compt. Rend. Tome 102. 1886. pag. 772—774. e: Des glandes chez les insectes. ibid. pag. 1501.

[3] Non si considererà come una dimostrazione la seguente affermazione dello stesso autore: »Elles fournissent des sécretions très diverses, dues à la nature du protoplasma.

[4] Op. cit. p. 34—40: 1. Über die Hautdrüsen der Käfer.

[5] Per quanto si riferisce alla origine di queste glandole del tegumento dei coleotteri e di quelle salivari, nessun dubbio vi può essere circa la loro derivazione da cellule dell' ipodermide o da quelle di matrice dell intestino epiblastico omologhe a quelle dell' ipodermide; e per le loro relazioni filogenetiche esse si possono forse riportare a quelle dello strato inferiore del tegumento degli ortotteri, ad es. di *Periplaneta*, che, come già ho mostrato (Ricerche sulla struttura dell'ipodermide nella *Periplaneta orientalis*. in: Atti Accad. Lincei Rend. Vol. 5

labbro, come afferma il Gazagnaire. Ma appunto in considerazione di ciò è soprattutto necessaria un' ampia dimostrazione fisiologica per poter ammettere che quelle glandole siano salivari e non appartengano a quelle comuni del tegumento.

Il Plateau[1] ha, e con ragione a mio credere, mostrato che neppure il Sirodot ha dato una dimostrazione completa della presenza delle glandole salivari nell' *Oryctes*, perchè i suoi tentativi sono basati solo sulla precipitazione avvenuta nel contenuto delle glandole dell' esofago in seguito all' azione dell' acido acetico. Ed il dubbio si affaccia anche maggiore, quando si pensa che glandole perfettamente simili si trovano in altre parti del tubo digerente, vale a dire nel retto. Lo Stein ed il Leydig[2] fecero i primi tale scoperta, che poi venne confermata dal Wertheimer per l'*Oryctes nasicornis*, ed io ho potuto estendere al *Phyllognathus silenus* ed a molte specie del genere *Scarabaeus*. Ma io ho condotto ancora ulteriormente le ricerche per mostrare l'analogia tra le glandole del retto e quelle dell' esofago ed ho potuto constatare che le une e le altre si comportano ugualmente sotto l'azione dell' acido acetico.

Se non esistessero altre prove, si avrebbe quindi ragione di non ritenere ancora provata la presenza delle glandole salivari nei Lamellicorni. Però l'anatomia comparata dell' esofago dei Lamellicorni coprofagi con quello dei fitofagi mostra che lo strato di grosse cellule dell' esofago di *Oryctes* si debba ritenere come formato da glandole salivari. Se si esamina l'esofago di uno *Scarabaeus*, si troverà che in esso manca al disotto dello strato di matrice, lo strato di glandole unicellulari. Nell' esofago si nota semplicemente uno strato di chitina col suo epitelio e quindi le fibre muscolari. Ma in corrispondenza del terzo anteriore si notano, all' esterno dello strato dei muscoli, grosse cellule, generalmente piriformi, affatto simili di costituzione a quelle dell' *Oryctes* ed il cui canale chitinoso passa

---

10 Sem. fasc. 7, 1889), devono in molti casi avere la funzione di glandole del tegumento.

[1] Note sur les phénomènes de la digestion chez la Blatte americaine. in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 41. 1886. pag. 29.

[2] Stein, citato dal Leydig, parla, nella sua opera: Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten, Berlin 1847, tanto delle glandole del tegumento dei coleotteri, quanto di quelle della cloaca. Leydig (Op. cit. pag. 40—43: 2. Über die Drüsen der Cloake bei Käfern) parla ampiamente delle glandole della cloaca. Negli altri insetti ricorderò che il Forel (Giftapparat und Analdrüsen der Ameisen. in: Festschrift für Siebold, Leipzig 1878 pag. 28—68) descrisse cellule simili nel retto delle formiche.

attraverso i muscoli e l'epitelio e sbocca nel lume dell' esofago. La fisiologia comparata dà pienamente ragione al fatto testè menzionato del maggiore sviluppo nei coprofagi delle glandole salivari, perchè essi allo stato d'insetto perfetto hanno una vita relativamente molto più lunga di quella dei fitofagi e mangiano abbondantemente, mentre l'*Oryctes* adulto ed il *Phyllognathus* mangiano poco o punto. La somiglianza che vi ha tra queste glandole salivari dello *Scarabaeus* e quella di altri insetti, in cui esse incontestabilmente si trovano, è grandissima, per cui vediamo ripetute nella famiglia dei Lamellicorni le varie fasi di ontogenesi delle glandole salivari, le quali dapprima si differenziano dalle comuni di matrice (*Anoxia*) e che poscia si portano al disotto di esse (*Oryctes*) e finalmente allo esterno dell' esofago (*Scarabaeus*), come è il caso più generale per gli insetti[1].

Non ho potuto riscontrare, neppure negli insetti perfetti, la chitina a struttura fibrillare nelle parti terminali dell' intestino e la macerazione, anche prolungata, non mi ha dato alcun risultato in questo senso. La supposizione fatta di una costituzione fibrillare, vedendo nelle sezioni della parte terminale dell' intestino posteriore una specie di stratificazione[2], fatto, che fece sorgere anche al Minot il pensiero che la chitina degli insetti potesse avere una struttura fibrillare[3], non ha avuto alcuna conferma dalle mie ricerche posteriori. Ho

[1] Non saranno inutili alcune ulteriori spiegazioni, per chiarire meglio l'omologia tra le glandole scoperte dal Sirodot nell' *Oryctes* e quelle da me trovate nello *Scarabaeus*. In primo luogo si ha una perfetta corrispondenza di posizione nelle une e nelle altre, perchè in entrambi i generi si trovano nella parte anteriore dell' esofago. Secondariamente, sezionando alcuni individui di *Scarabaeus*, si possono trovare alcune di quelle cellule non esterne, come sono quasi tutte, ma comprese fra le fibre trasversali. Questa è una condizione intermedia fra quella dell' *Oryctes* e quella dello *Scarabaeus*.

Non vi è perfetta identità fra le cellule secretrici dell' *Oryctes* e quelle dello *Scarabaeus* in quanto alla costituzione istiologica. In quest' ultima specie, oltre che vi è una certa modificazione in ciascun elemento, si nota ancora una fusione completa di due o più elementi, i quali hanno uno sbocco comune. Altra volta, l'unione è solo apparente, perchè le cellule, benchè riunite a gruppi di due o tre, pure sono separate dalle loro membrane. In alcuni esemplari della stessa specie ho notato altresì dei gradi di passaggio, che mostrano la derivazione certa delle glandole salivari. Tra i muscoli trasversali della parete si notavano qua e là alcune cellule simili a quelle libere, le quali forse durante lo sviluppo non avevano raggiunto l'esterno del tubo esofageo ed erano rimaste, per una tardiva emigrazione, tra le fibre muscolari.

[2] Ved. Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi pag. 27, nota 2.

[3] Histology of the Locust etc. in: 2d Rep. U. S. Ent. Comm. Washington 1880. pag. 186.

esteso le mie indagini anche a gruppi d' insetti inferiori per vedere, se in essi vi fosse traccia di una costituzione fibrillare primitiva, ma anche in essi la chitina si mostrava dappertutto omogenea[1].

Per quanto riguarda la presenza della chitina nel mesenteron, le mie ricerche sugli insetti perfetti convalidano quanto già avevo constatato nelle larve, vale a dire che uno strato chitinoso, come asserisce lo Schneider, tra i muscoli e l'epitelio, non esiste. Si è effettuata sempre la soluzione della parte media dell' intestino e sono sempre rimaste le cuticole delle porzione terminali. Con ciò le mie ricerche si accordano con quanto era stato asserito tra gli altri anche dal Grassi, in seguito alle sue osservazioni sui Tisanuri[2]. Collegando quindi i risultati ottenuti da insetti inferiori e superiori noi possiamo dire con sicurezza che nell' intestino medio degli esapodi manca qualsiasi traccia di chitina, e questo sembra un carattere sufficiente, per contraddistinguere questa dalle altre parti dell' intestino, in cui la presenza di una cuticola chitinosa è incontestata.

Nell' esperimentare sugli intestini di diversi insetti per vedere, se la legge qui esposta fosse generale, ho potuto altresì constatare la causa di errore, che ha fatto dire allo Schneider, esservi nel mesenteron un tale tubo chitinoso, e sono venuto alla conclusione che egli ha confuso la membrana basilare dell' epitelio, con una tunica

---

[1] Cito fra queste le larve e gli insetti perfetti di *Periplaneta orientalis*, che lasciati per due mesi a macerare in una soluzione al 30% di potassa caustica, dettero un risultato interamente negativo, perchè la chitina rimase affatto omogenea. Come un caso particolare ho esaminato anche gli involucri chitinosi delle capsule ovariche dello stesso animale, che, come è noto, sono formate da cristalli di ossalato di calcio avvolti da chitina, e dopo trattamento con potassa calda, acido cloridrico e nitrico ed acido solforico, successivamente ed anche essi riscaldati, si mostrò sempre di struttura omogenea. Cito altresì le tuniche chitinose dell' esofago e dell' intestino posteriore di varî insetti, come la mosca, il baco da seta, gli involucri chitinosi di varî Afidi e Coccidi, e sempre dopo la macerazione con potassa, sola o susseguita da trattamento con acidi, il risultato fu identico: la chitina era sempre omogenea e non mostrava le minime traccie di una tessitura fibrillare qualsiasi.

[2] Anatomia comparata dei Tisanuri. in: Atti Accad. Lincei Mem. (4) Vol. 4. 1887. pag. 603. — A proposito di questa memoria siccome al Grassi non è sembrato che io avessi interpretato esattamente il suo concetto nel mio precedente lavoro a pag. 106—107, debbo riferire alcune parole in essa contenute. Egli dice: »Perciò specialmente mi pare necessario di cercare le forme semplici, quelle primitive e di preferenza attenerci ad esse o da esse prendere le mosse« ed in conclusione della sua esposizione sull' argomento egli soggiunge: »Siamo così arrivati a due conclusioni: bisogna considerare tutti i sistemi organici, bisogna prescegliere le forme primitive«. Op. cit. pag. 515.

di natura chitinosa. Questa membrana basilare, come è noto, è formata da una semplice membrana di connettivo, la quale rifrange fortemente la luce, e che in taluni insetti è di tal natura da poter resistere all' azione della potassa anche calda. Ma isolata dai rimanenti tessuti e posta in paragone colle membrane chitinose dell'esofago e dell' intestino posteriore, se ne differenzia per alcune proprietà fisiche, ad esempio con una leggiera trazione si stira moltissimo e perde la sua forma tubulare primitiva, raggrinzandosi eccessivamente, un effetto questo che non si produce colle vere tuniche chitinose. Vi sono inoltre ragioni più potenti per stabilire una differenza tra l'una e le altre.

Condizioni essenziali per ammettere la presenza della chitina sono in primo luogo le proprietà chimiche di questa sostanza, in secondo luogo la sua provenienza da un epitelio di natura ectodermica. Per le proprietà chimiche non basta la sua insolubilità nella potassa, ma è necessario altresì provare la sua resistenza agli acidi minerali, come il cloridrico, il nitrico ed, in minor grado, il solforico. Perchè ad es. chi si contenta della sola insolubilità colla potassa, anche a caldo e concentrata, rischia di confondere con la chitina altri tessuti. Così una membrana elastica resiste all' azione di una soluzione di potassa molto concentrata (soluzione di Moleschott, potassa al 40%) e non per questo ad alcuno verrà in mente di paragonare il tessuto elastico colla chitina. Questa resiste assai bene all' acido cloridrico o nitrico caldo, come pure alla loro mescolanza nelle proporzioni dell' acqua regia. Coll' acido solforico resiste pure, ma diventa fragile o si raggrinza molto. Quindi innanzi di illazionare a proposito di un tessuto e della sua natura, è necessario sottoporlo a queste prove. D'altra parte la chitina viene segregata da cellule[1], non è la diretta trasformazione di queste, onde, nei casi fin qui conosciuti, si è riscontrato sempre un epitelio che la secerne. Limitarsi, come egli ha fatto, a constatare la presenza della chitina, basandosi solamente sull' insolubilità della membrana basilare del

[1] Il fatto trovato dal Plateau della mancanza di un epitelio sotto la cuticola chitinosa dell' esofago e del ventriglio di coleotteri carnivori (*Dytiscus, Carabus* etc.), che io ho riscontrato esatto pel *Carabus purpurascens* var. *asperulus* Kreutz., ma che non si verifica fra i Dytiscidi per il *Cybister Roeseli*, non deve essere riguardato come una eccezione, perchè quella cuticula chitinosa è stata prodotta da un epitelio, che poi sparisce, o durante la ninfosi, o nei primi stadî di vita dell' insetto perfetto. Infatti anche nel *Carabus* da me esaminato si trovavano, specialmente sotto le piegature, ancora qua e là delle cellule intatte, visibili colla colorazione del carminio boracico.

mesenteron di alcuni insetti nella potassa anche concentrata, è voler cadere nell' errore. Sono rimasto anche io per alcun tempo perplesso innanzi all' insolubilità presentata dalla basilare del mesenteron di mosca nella potassa. Ma poi, immergendo il tubo nell' acido cloridrico, in soluzione piuttosto diluita, ho constatato la sua solubilità, mentre al contrario coll' istessa prova, la membrana chitinosa dell'esofago e dell' intestino posteriore ha resistito senza modificarsi punto. E lo stesso è avvenuto per l'intestino di molti altri insetti[1].

Spiegazione delle figure.

Lettere comuni alle figure.

cc cuticola chitinosa.
cd cellule degenerate.
ce condotto escretore delle cellule salivari.
cg cellule funzionanti del mesenteron.
cm cellule matrici del mesenteron.
cs cellule salivari.
ep epitelio.
fg follicoli gastrici.
fl fibre muscolari longitudinali.
fn nuclei frammentati delle fibre muscolari.
ft fibre muscolari trasversali.
nc nucleo.
pj protoplasma jalino della parte centrale delle fibre muscolari.
sp spine della porzione media dell'intestino posteriore.
ur urato contenuto nella porzione terminale dell' intestino posteriore.
vm vasi malpighiani.

[1] Oltre di tutti i Lamellicorni da me studiati e di varie specie di mosche ho provato altresì il baco da seta, ed un altro bruco di farfalla diurna, la *Periplaneta orientalis*, la *Psylla ficus*, l'*Aphis rosae*, un Afide vivente sul leccio e un Coccide vivente su molte cactee in Napoli, ed una *Pentatoma*. Quando nella potassa si riesce a sciogliere tutto, meno le tuniche chitinose dell' esofago e dell' intestino posteriore, allora le altre prove sono inutili, ma se, come è accaduto a me colla mosca e col baco da seta, rimanesse insoluta la basilare, allora si trasporta in un recipiente con una soluzione calda di acido cloridrico. In breve tempo vi si scioglie perfettamente, e se per controprova si sono messe anche le membrane chitinose dell' esofago e dell' intestino posteriore, si vedrà che vi rimangono affatto inalterate.

Ho scelto appositamente gli Afidi per controllare un' asserzione del Wittlaczil, che negava in questi insetti il mesenteron. Isolando il tubo digestivo di questi insetti e sottoponendolo alla potassa, la parte media si scioglie in breve tempo. Inoltre il mesenteron di questi insetti per la sua semplicissima struttura (soltanto uno strato di grosse cellule) è a priori un argomento contro le idee dello Schneider.

Tavola 9.

Fig. 1. Esofago dell' *Oryctes nasicornis*, sezione trasversa verso la parte media (v. pag. 273).
- 2. Sezione trasversa dell' esofago della stessa specie posteriormente a quella della figura precedente (v. pag. 274).
- 3. Sezione trasversa verso la parte terminale dell' esofago di *Oryctes nasicornis* (v. pag. 274).
- 4. Parte di sezione trasversa dell' esofago della stessa specie nella porzione anteriore (v. pag. 272).
- 5. Alcune cellule salivari dell' esofago di *Oryctes nasicornis* (v. pag. 272).
- 6. Sezione trasversa del mesenteron della stessa specie (v. pag. 278).
- 7. Sezione trasversa del mesenteron di *Phyllognathus* in diverso stadio funzionale di quello dell' *Oryctes* (v. pag. 277).
- 8. Mesenteron di *Anoxia* coll' epitelio in istato di grande attività (v. pag. 279).
- 9. Sezione trasversa del mesenteron di *Anoxia* in diverso stadio di quello della figura precedente (v. pag. 279).
- 10. Ingrandimento maggiore di una parte del mesenteron di *Anoxia* dato a fig. 8 (v. pag. 279).
- 11. Sezione longitudinale del mesenteron di *Phyllognathus* (v. pag. 280).
- 12. Sezione longitudinale del mesenteron di *Phyllognathus*, fatta nella parete sottoepiteliare, per mostrare la distribuzione e posizione dei follicoli gastrici (v. pag. 280).
- 13. } Due sezioni trasverse successive dell' intestino dell' *Oryctes nasicornis*,
- 14. } per mostrare il modo di sboccare dei vasi malpighiani e la terminazione del mesenteron nell' intestino posteriore (v. pag. 282).
- 15. Terminazione del mesenteron nell' intestino posteriore di *Anoxia* e modo di sbocco dei vasi malpighiani (v. pag. 284).
- 16. Parte anteriore dell' intestino posteriore dell' *Oryctes* (v. pag. 283).
- 17. Sezione trasversa della parte anteriore dell' intestino posteriore di *Oryctes nasicornis*, antecedente a quella data a Fig. 16 (v. pag. 283).
- 18. Sezione trasversa della parte omologa al sacco della larva dell' *Oryctes nasicornis* (v. pag. 283, 287).
- 19. Un villo a più forte ingrandimento della parte corrispondente a Fig. 18 (v. pag. 283).

Tavola 10.

- 20. Sezione trasversa del sacco di *Anoxia* (v. pag. 285, 287).
- 21. Sezione longitudinale dello stesso (v. pag. 285).
- 22. Porzione di villo del vacco di *Anoxia* con accumuli di corpuscoli sanguigni nell' interno (v. pag. 285).
- 23. Fibra muscolare del sacco di *Anoxia* (v. pag. 285).
- 24. Sezioni trasverse di fibre muscolari del sacco di *Anoxia*, alcune con protoplasma e nuclei nel centro, altre senza (v. pag. 285).
- 25. Fibra muscolare del sacco di *Anoxia* coi nuclei in frammentazione (v. pag. 285).
- 26. Degenerazione dell' epitelio del sacco di *Anoxia* (v. pag. 285).
- 27. Epitelio delle borse dell' intestino posteriore di *Phyllognathus* (v. pag. 284).
- 28. Sezione di una borsa di *Phyllognathus*, il contenuto è stato omesso (v. pag. 284).

Fig. 29. Porzione posteriore dell' intestino posteriore di *Anoxia* (v. pag. 286).
- 30. Un villo più ingrandito di questa porzione (v. pag. 286).
- 31. Porzione posteriore dell' intestino posteriore di *Phyllognathus* con l'accumulo di urato nell' interno (v. pag. 284).
- 32. Fibre muscolari con nuclei in frammentazione della tunica muscolare di *Anoxia* nella parte corrispondente alla Fig. 29 (v. pag. 285).
- 33. Retto di *Oryctes* (v. pag. 284).
- 34. Un villo più fortemente ingrandito del retto di *Oryctes* (v. pag. 284).
- 35. Retto di *Anoxia* (v. pag. 286).
- 36. Un villo del retto di *Anoxia* fortemente ingrandito (v. pag. 286).

Tavola 11.

- 37. Cristalli di acido urico dopo il trattamento dell' urato del retto di *Phyllognathus* con acido cloridrico (v. pag. 290).
- 38. Cristalli di acido urico dopo l'azione dell' acido solforico (v. pag. 290).
- 39. Acido urico cristallizzato dopo l'azione dell' acido acetico (v. pag. 290).
- 40. Cristalli ottenuti dall' urato del *Phyllognathus* coll' azione a) dell' acqua fredda, b) della glicerina (v. pag. 290).
- 41. Cristalli di acido urico dopo l'azione dell' acqua calda (v. pag. 291).
- 42. Cristalli di acido urico coll' azione dell' acido cromico in soluzione dell' 1% (v. pag. 290).
- 43. Cristalli delle borse dell' intestino posteriore di *Phyllognathus*, a) fosfato ammonico-magnesiaco, b) ossalato di calcio (v. pag. 293).
- 44. Pseudonavicelle di gregarine contenute nelle borse dell' intestino posteriore di *Phyllognathus*, a) a fresco, b) dopo l'azione della glicerina, c) dopo quella dell' acido solforico bollente (v. pag. 292).

Sullo spostamento postembrionale della cavità addominale nei Teleostei.

Nota di

Fed. Raffaele.

Con le tavole 12 e 13.

È noto che nel genere *Atherina* l'ano si apre presso la metà del corpo e che il numero delle vertebre addominali è eguale o poco differente da quello delle codali. La vescica natatoria si prolunga alquanto tra gli archi emali delle prime vertebre codali, così che la terminazione reale della cavità addominale è posteriore a quella che appare esternamente.

Nei giovani le cose non stanno nello stesso modo; la cavità addominale è meno estesa e l'ano è situato più innanzi. Il rapporto tra la lunghezza della regione addominale e quella della regione codale aumenta col crescere del pesce: mentre nell' *Atherina hepsetus* adulta, l'ano è situato in corrispondenza della 30ª vertebra e la cavità addominale un poco più indietro (il numero totale delle vertebre è 54—55); nella larva, da poco uscita dall' uovo, esso corrisponde all' 8° segmento; gli altri segmenti, che sono già tutti formati, sono codali.

Questo curioso fenomeno di metamorfosi, non ancora studiato, è però comune a varie altre specie di pesci; già io altra volta l'ho notato nel *Lepidopus*[1]; Agassiz[2] ha figurato le forme larvali

[1] Raffaele, F., Metamorfosi del *Lepidopus caudatus*. in: Boll. Soc. Natural. Napoli Vol. 3 1889 p. 31.

[2] Agassiz, A., On the young stages of some osseous fishes. P. III. in: Proc. Amer. Acad. Vol. 17. 1882 p. 277 pl. 10, 11.

dell' *Atherinichthys notata* Günth., e dai disegni si vede molto chiaramente che anche in quella specie accade la migrazione della cavità addominale e dell' ano come nelle nostre Aterine, ma nel testo non vi è alcun cenno al proposito[1].

Le uova delle Aterine sono abbastanza comuni durante gran parte dell' anno, lungo la costa di Posillipo, nei luoghi dove d'ordinario pescano le reti dette *tartanelle*, alla profondità di 15—20 metri sul fondo coperto dai detriti delle Posidonie, che si trova al difuori della zona dove vegetano quelle piante. Talvolta le uova si trovano attaccate ai rami delle Antennularie che vivono in quei posti. — Credo opportuno di rilevare a questo proposito un errore in cui è caduto il Gourret[2], dicendo pelagiche le uova delle Aterine; d'altronde quelle di una specie molto vicina già erano state descritte dal Ryder[3] che ha fatto conoscere i lunghi filamenti della loro capsula (simili a quelli delle uova del *Belone* e di alcuni altri Scombresocidi), che servono ad attaccarle ai corpi sommersi.

Dalle uova ho avuto dei pesciolini appena sgusciati che possono facilmente allevarsi, almeno per qualche settimana; ma la più gran parte del materiale m'è venuta dalle frotte di giovani Aterine che si incontrano dapertutto lungo la costa, presso alla superficie dell' acqua. In queste frotte si trovano riunite un gran numero di larve e spesso nei diversi stadii di sviluppo; da quelle or ora sgusciate, con ancora gran quantità di vitello nell' addome, trasparenti come cristallo e che solo si palesano nel guizzare per gli

---

[1] Un simile fatto emerge anche dalle osservazioni del Ihering sul *Girardinus* (Zur Kenntnis der Gattung *Girardinus*. in: Zeit. Wiss. Z. 38. Bd. 1883 p. 468): nella ♀ l'ano e la cavità addominale giungono molto più indietro che non nel ♂, ma questa differenza si va accentuando soltanto con lo sviluppo. Infatti, secondo Ihering,

in una ♀ lunga 23 mm. la porzione preanale è $\frac{39}{100}$ della totale,

» » » » 31 » » » » » $\frac{43}{100}$

» » » » 41 » » » » » $\frac{46,3}{100}$

[2] Gourret, P., Considérations sur la faune pélagique du golfe de Marseille. in: Ann. Mus. H. N. Marseille Tome 2 1882 p. 27.

[3] Ryder, J. A., On the thread-bearing eggs of the silversides (*Menidia*). in: Bull. U. S. Fish Comm. Vol. 3 1883 p. 193.

occhi smeraldini, a quelle già quasi adulte tutte coperte di squame e inargentate.

Tanto le uova quanto le larve raccolte appartenevano evidentemente a due (o più?) specie, giacchè ve n'erano alcune più grandi, altre più piccole. Le uova e larve maggiori appartengono certamente all' *Atherina hepsetus*, la specie più grande che vive nel golfo, facile a distinguere anche nei più giovani stadii per il numero dei segmenti, che è di 54—55. Le più piccole sono probabilmente dell'*A. Boyeri*, ma potrebbero anche essere di altre specie a numero di vertebre minore. — Io ho lavorato quasi esclusivamente sulle larve dell' *A. hepsetus*: ma le differenze dello sviluppo da specie a specie sono così insignificanti che io credo i risultati delle osservazioni si possano estendere, senza tema di errore, a tutte le specie del genere e fors' anche ai generi affini. A ciò mi autorizza la grandissima somiglianza delle larve dell' *Atherinichthys notata*, disegnate da Agassiz, con quelle studiate da me[1].

L'Aterina da poco uscita dall' uovo è lunga 7—8 mm. e, come tutti i pesci che hanno uno sviluppo embrionale lento, già molto formata in quanto che essa ha già la bocca, gli archi branchiali e gli organi della cavità addominale; gli occhi sono completamente pigmentati e a splendore metallico; il sistema circolatorio è già sviluppato nei suoi tronchi principali e vi scorre un sangue ricco di globuli rossi. — La pinna embrionale fa, come d'ordinario, il giro del corpo, arrestandosi dietro l'ano; delle pinne pari sono sviluppate le pettorali soltanto, ma senza ancor traccia di raggi definitivi.

L'ano si apre presso a poco dove i $^2/_9$ anteriori si uniscono ai $^7/_9$ posteriori, nel sesto segmento muscolare.

Il corpo è, come ho detto, trasparentissimo, sicchè con un leggero ingrandimento si può vedere molto bene la circolazione nel tronco. La parete dorsale della cavità addominale è rivestita di cellule di pigmento nero, grosse, ramose, che nascondono la vescica natatoria; vi sono inoltre grosse cellule pigmentate tra gli occhi e sul vertice, e una serie di puntini neri lungo la linea laterale.

---

[1] Per le mie ricerche mi sono servito di sezioni trasversali, sagittali e frontali, e della osservazione sul vivo, che riesce facile con l'addormentare le larve mercè alcune gocce di etere aggiunte all' acqua di mare contenuta in una piccola vaschetta che possa situarsi sotto il microscopio. L'anestesia era già stata usata utilmente dal Lereboullet.

Per il nostro studio importa notare:

1° La posizione e lo sviluppo della vescica natatoria;

2° quella dell' ano;

3° la struttura della porzione codale nella parte prossima all'addome, che è destinata a continuare la cavità addominale.

1. La vescica natatoria, già completamente separata dal canale alimentare, situata presso a poco alla metà della cavità addominale, in corrispondenza del 4° e del 5° segmento del tronco, ha forma quasi globosa, ed occupa, come può vedersi dalla fig. 23 *n.* (Tav. 13) una piccola parte della cavità del corpo.

2. L'ano, come già si è detto, corrisponde all' 8° segmento e si apre nel 5° segmento muscolare. — Qui è utile stabilire bene il modo di numerazione dei segmenti, per non dar luogo ad equivoci, e perciò è necessaria una piccola digressione.

È noto che nei pesci ossei i segmenti muscolari corrispondono alle articolazioni intervertebrali, così che il numero di essi corrisponde al numero delle vertebre.

I muscoli laterali o, come li chiama Wiedersheim[1], parietali, costituiti da questi segmenti muscolari, formano nella grandissima maggioranza dei pesci quattro zone longitudinali per ciascun lato, che credo utile indicare come: zona dorsale, zona laterale superiore, zona laterale inferiore e zona ventrale (Tav. 12 fig. 21). I segmenti muscolari della prima fanno con quelli della seconda angoli acuti a vertice posteriore, quelli della seconda con quelli della terza angoli a vertice anteriore, quelli della terza con quelli della quarta angoli a vertice posteriore. Così negli adulti. Nei giovani appena sgusciati, e per un buon pezzo dello sviluppo larvale, esistono soltanto le due zone di mezzo dei muscoli parietali, cioè, le laterali; le altre due zone si sviluppano più tardi.

I segmenti delle zone laterali sono spesso, come è appunto il caso dell' Aterina, i soli indizii della futura segmentazione dell' asse scheletrico in vertebre, giacchè di queste non vi è ancora traccia. Intanto i segmenti muscolari sono già formati in numero completo (gli ultimi codali sono in formazione, ma già ben distinti) e a ciascun miocomma o sepimento intermuscolare corrisponderà poi il centro di una vertebra; ma la direzione dei segmenti muscolari è obliqua rispetto all' asse della corda dorsale, così che l'estremo distale di cias-

[1] Wiedersheim, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1888.

cun segmento è posteriore al suo estremo prossimale. Cominciando a contare i segmenti dal primo dorsale (che anteriormente s'inserisce sul cranio e corrisponde alla prima articolazione intervertebrale), si trova che l'ano corrisponde all' 8° segmento, cioè al punto dove sarà l'articolazione tra l' 8ª e la 9ª vertebra; ma per la obliquità dei segmenti muscolari a questo punto corrisponde il 5° segmento. I segmenti muscolari inferiori sono più obliqui dei superiori nella regione addominale, per le maggiori dimensioni acquistate dalla porzione ventrale.

Col progresso dello sviluppo i segmenti aumentano in lunghezza e in altezza, ma l'accrescimento nell' una direzione non è punto proporzionale all' accrescimento nell' altra, bensì è relativamente molto minore l'aumento della lunghezza del segmento (e in prosieguo anche della vertebra), così che la porzione distale di un dato segmento occupa sempre una posizione posteriore a quella occupata precedentemente e corrisponde a un punto dell' asse vertebrale sempre più lontano da quello dov' esso si attacca. Ciò accade fino a che le zone muscolari laterali hanno raggiunto il loro completo sviluppo: allora cominciano a svilupparsi la zona dorsale e la ventrale, in cui i segmenti, per la loro inclinazione, seguono nell' accrescimento una legge che si può dire inversa della precedente: le loro porzioni distali occupano cioè sempre una posizione anteriore alla precedentemente occupata.

Il retto è ampio e occupa la massima parte della cavità addominale nel senso dorso-ventrale: dietro di esso sbocca la vescica urinaria molto grossa, quasi globosa, sempre ben distesa (figg. 7, 8, 10).

3. Dietro della cavità addominale i muscoli di un lato non si incontrano, sul piano mediano della metà ventrale del tronco, con quelli del lato opposto, ma rimangono da essi separati per uno spazio triangolare (fig. 11 e 12). Un taglio frontale, lungo tutto il corpo della larva, mostra che questa separazione delle due zone muscolari laterali inferiori si estende per un bel tratto nella regione codale. Lo spazio che intercede tra i muscoli è occupato da una sostanza connettiva spongiosa, a scarse fibre, che si colora meno intensamente dei muscoli e perciò subito colpisce l'occhio: essa costituisce come una continuazione virtuale della cavità addominale.

Osservando ora una larva più sviluppata, della lunghezza di 10—11 mm. (v. fig. 3), si troveranno già notevoli cambiamenti; trascurando quelli che non riguardano in nessun modo il nostro argo-

mento, come l'aumento e la diversa disposizione del pigmento, lo sviluppo delle branchie, della pinna codale, ecc., non occupiamoci di altro che delle parti su cui precedentemente abbiamo rivolta l'attenzione.

1. La vescica natatoria è molto più sviluppata ed è aumentata di volume, specialmente nel senso antero-posteriore, acquistando così una forma allungata: inoltre essa ha subito un leggero spostamento indietro, che è visibile all' esterno anche ad occhio nudo, giacchè la vescica è divenuta apparente nella porzione posteriore della cavità addominale: essa raggiunge ora l'8° segmento ed è proprio a livello dell' ano, mentre la sua estremità anteriore è situata più indietro di prima (figg. 3 e 4).

2. L'ano si apre più indietro.

3. Lo spazio che separa le due zone muscolari laterali inferiori è alquanto aumentato, conservando la stessa apparenza di prima.

La fig. 2 rappresenta una larva lunga 13 mm. dall' apice del muso all' estremo della notocorda; la forma generale del corpo è mutata alquanto per il maggiore allungamento del capo e per l'ingrossamento del tronco; le pinne impari cominciano a delimitarsi, e già si veggono gli abbozzi dei raggi definitivi della seconda dorsale, dell' anale e della codale; inoltre cominciano a svilupparsi le ventrali in forma di due piccole lamelle a margini rotondati (*v*); il pigmento, come si vede nella figura, è aumentato notevolmente tanto nel margine dorsale e nel ventrale, quanto nella cavità addominale. Questa si è spinta ancora un tratto indietro: la vescica natatoria, che nello stadio precedentemente descritto, si mostrava appena a livello dell' ano, ora lo oltrepassa e raggiunge il 12° segmento: l'ano si apre in corrispondenza del 9° o 10°.

Uno stadio notevolmente più avanzato è disegnato nella fig. 1. La larva è lunga 16 mm. a 16,5, e in tutto l'aspetto s'avvicina più alla forma definitiva; la seconda dorsale, l'anale e la codale sono formate quasi completamente, e si cominciano a vedere i raggi definitivi della prima dorsale, che qui, come pure nell' *Atherinichthys*, è l'ultima a svilupparsi tra le pinne; le ventrali hanno progredito di molto. L'estendersi della cavità addominale in dietro è evidentissimo, l'ano si apre tra le ventrali in corrispondenza del 13° o 14° segmento, mentre la vescica natatoria notevolmente aumentata in volume raggiunge il segmento 18°.

Da quanto ho detto e dalle tre figure s'intende, credo, facilmente come procede la metamorforsi, la quale, continuando nello stesso modo, avrà per risultato finale che l'ano si andrà ad aprire poco innanzi alla pinna anale, e la vescica natatoria si estenderà ancora più indietro.

In una larva della lunghezza di 18 mm. ho trovato la vescica natatoria estesa fino alla vertebra 20ª—21ª e l'ano in corrispondenza dell' articolazione tra la 15ª e la 16ª vertebra, un poco oltre le ventrali.

È verso quest' epoca, dai 16 ai 18 mm. di lunghezza, che si va sviluppando lo strato argenteo cutaneo; poco dopo cominciano a formarsi le squame, ed il corpo perde la sua trasparenza così utile per studiare gran parte dell' anatomia sul vivo: ma per fortuna la trasparenza finisce quando appunto sono compiuti i fatti più importanti dello sviluppo, e quind' innanzi l'accrescimento continua senza ulteriori trasformazioni.

Avuta così una idea generale della metamorfosi, vediamo ora un poco più da vicino come si compiono le varie parti di essa.

1. Cominciamo dall' occuparci della vescica natatoria, al cui sviluppo appunto mi pare siano collegati tutti i cambiamenti che si verificano col crescere della larva.

Già ho detto come la vescica natatoria subisca due notevoli modificazioni durante lo sviluppo postembrionale: grande aumento di volume e translazione da avanti in dietro. In larve molto giovani, lunghe intorno ai 9 mm. e nelle quali ancora rimane una quantità di vitello nell' addome, la v. n. ha una forma presso a poco globosa; il suo asse antero-posteriore misura mm. 0,25, il dorso-ventrale 0,20 e il bilaterale 0,16.

Queste cifre non devono considerarsi come assolutamente rigorose, prima di tutto, perchè le misure sono prese sopra sezioni e quindi, a causa dei liquidi conservatori e dell' imparaffinamento, sono molto probabilmente un poco inferiori alla realtà; poi perchè le dimensioni e le fasi dello sviluppo organogenetico variano in una certa misura da individuo a individuo; questa considerazione valga per tutte le cifre che si trovano nel corso del lavoro. Malgrado tali sorgenti di errore, le misure servono benissimo a dare un' idea delle dimensioni relative, e anche, sebbene non con matematica esattezza, delle assolute.

La posizione della v. n. è nel mezzo della lunghezza della cav. addominale, in corrispondenza su per giù dei segmenti 5°, 6° e 7°. Dorsalmente essa è addossata alla parete peritoneale, ventralmente è in rapporto in avanti con lo stomaco, il quale la riceve nell' arco che esso fa dal suo estremo cardiaco al pilorico, più indietro con l'intestino medio e finalmente col retto; essa è inoltre su buona parte della sua superficie ventrale in rapporto col pancreas piuttosto voluminoso e sviluppato diffusamente tra le circonvoluzioni del canale digerente lungo tutta la estensione di esso, a cominciare dallo stomaco.

La struttura della vescica è molto semplice: su di una calotta che corrisponde presso a poco al quarto anteriore della intera superficie, le cellule epiteliali sono alte, cilindriche, nettamente limitate verso la cavità dell' organo, disposte in uno strato, così da somigliare ancora a quelle del tratto intestinale da cui sono originate; i nuclei, situati verso la metà delle cellule, sono allungati nel senso di queste (Tav. 13 fig. 27). Verso la periferia, la calotta va sempre più diminuendo di spessore, fino a che le cellule da cilindriche divengono pavimentose, con nuclei appiattiti, acquistando un aspetto endoteliale, che è quello di tutta la rimanente superficie.

Ho detto che la porzione anteriore, spessa dell' epitelio da una parte è nettamente limitata verso la cavità della vescica; dalla parte opposta, invece, seguono altre cellule di forma irregolare, il cui protoplasma si continua con quello delle prime; queste, ben distinte l'una dall' altra all' estremo libero, verso la base divengono sempre meno nettamente limitate e, riunendosi poi con le altre, costituiscono una specie di sincizio in cui sono molti nuclei stivati tra loro e irregolarmente disposti; tra le cellule sono qua e là delle lacune in cui si veggono dei corpuscoli sanguigni; così comincia a stabilirsi la vascolarizzazione di quella parte dell' epitelio che dà origine al corpo rosso. In questo stadio gli elementi connettivi sono molto rari su tutta la superficie della vescica. Col progresso dello sviluppo aumenta il connettivo tutt' intorno alla vescica, ma sempre è piuttosto scarso, e limitato a sottili e pochi strati di fibre; nella porzione anteriore, gli elementi connettivali si fanno strada tra le cellule epiteliali, le quali cambiano mano mano di aspetto e subiscono una ipertrofia del corpo cellulare, mentre i nuclei si colorano meno intensamente (fig. 28). Le cellule epiteliali così rigonfiate, insieme agli elementi connettivi e ai vasi, costituiscono il corpo rosso. La modificazione che a poco a

poco subisce questa parte dell' epitelio della vescica natatoria viene in appoggio al risultato delle recentissime osservazioni del Coggi[1] sul corpo rosso anteriore della vescica natatoria del Luccio. Questo autore infatti dimostra la provenienza dell' epitelio del corpo rosso da quello della parete della vescica, e, come si vede, per l'Aterina almeno, l'ontogenia conferma pienamente quanto egli ha dedotto dai soli fatti anatomici nel Luccio.

È probabile che le cellule formanti lo strato più interno, quello cioè che è verso la cavità, non partecipino a questa formazione, ma, divenendo sempre più schiacciate, costituiscano la parete interna della vescica. Comunque sia di ciò, sviluppandosi la larva, il volume della vescica aumenta, mentre si accresce anche il canale alimentare con i suoi annessi; ne nasce una continua pressione degli altri visceri sulla vescica: lo stomaco, sempre stivato di cibo, contribuisce non poco ad aumentare questa pressione. La cavità addominale è limitatamente estensibile, la sua capacità non cresce in proporzione del contenuto; d'altra parte nella vescica natatoria aumenta la quantità del gas, che, non potendo espandersi anteriormente e ventralmente, perchè ne è impedito dagli altri visceri, distende la vescica posteriormente, così che essa diventa piriforme e si fa strada fra mezzo ai muscoli della coda, invadendo a poco a poco lo spazio occupato del connettivo embrionale che è tra le due zone muscolari inferiori. Uno sguardo alle figure 22 e 23 dimostrerà anche meglio come vanno le cose.

L'aumento di volume della vescica è reso possibile dall' estendersi delle cellule del suo epitelio, che, come ho detto, divengono sempre più schiacciate, così che di profilo appena se ne veggono i nuclei con forti ingrandimenti. Inoltre, come già notò il Vogt[2], queste cellule debbono avere un alto grado di estensibilità e di elasticità.

L'estremo anteriore della vescica non cresce in proporzione del rimanente: il suo lume, sempre più angusto, si riduce fino a una fenditura ed esso diviene un organo quasi separato, acquistando un aspetto tutto diverso dal sottile epitelio che tapezza tutta la cavità (fig. 28). La pressione dello stomaco spinge l'apice della vescica che dalla primitiva sua posizione, in corrispondenza del 4° o 5° seg-

---

[1] Coggi, A., Über den epithelialen Theil der sog. Blutdrüsen in der Schwimmblase des Hechtes (*Esox lucius*). in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889 p. 555.

[2] Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842 p. 177.

mento, finisce per trovarsi, quando la larva ha raggiunto i 12—13 mm. di lunghezza, a livello del segmento 8°—9°: posizione che è definitiva e si conserva nell' adulto.

Mentre questa translazione accade, aumenta il volume della vescica, che diventa sempre più allungata. Così in una larva lunga 12—13 mm. la lunghezza della v. n. era di 0,83, il suo diametro massimo dorso-ventrale 0,4, e la vescica si estendeva dal segmento 6° all' 11°; in un' altra, lunga 13 mm., la vescica andava dall' 8° al 18° segmento, e i suoi diametri longitudinale e dorso-ventrale erano rispettivamente 1,16 e 0,4. — Nell' Aterina adulta la v. n. si estende fino alla 35ª vertebra. Il seguente quadro contiene alcune misure della vescica natatoria, a diverse età.

Lunghezza della larva	Segmenti cui corrisponde la v. n.	Diam. long. in mm.	Diam. dors.-ventrale massimo
8—9 mm.	dal 4° (5°) al 7°	0,25	0,20
12 »	» 6° » 11°	0,83	0,4
13 »	» 8° » 18°	1,16	0,4
At. adulta	» 8° (9°) » 35°	40	. . . .

Il notevole aumento di volume e la translazione della vescica natatoria portano non pochi cambiamenti nella topografia di quelle parti che più o meno direttamente sono con essa in rapporto. I due condotti del rene camminano parallelamente tra loro ai due lati dell'aorta lungo tutta la cavità addominale; giunti verso il termine di questa, essi si vanno accostando l'uno all' altro e, incurvandosi prima ventralmente e poi, facendo gomito, in avanti, sboccano nella vescica urinaria situata immediatamente dietro l'ano (figg. 7—11, 4 e 6 *c.r*). Quando la vescica natatoria è giunta a questo livello, essa si trova col suo estremo posteriore a contatto del gomito dei condotti del rene. Questi si allungano a misura che la v. n. s'avanza, in modo che il gomito va sempre più indietro e s'allontana dalla vescica urinaria (non di tanto quanto s'allungano i condotti, giacchè anche la v. urinaria indietreggia); ed i condotti così girano lungo la parete esterna del cul di sacco addominale formato dalla vescica natatoria (fig. 4, 6, 13—16, 22 *c.r*).

I condotti del rene si allungano per proliferazione delle loro cellule, tanto nel tratto discendente quanto in quello ascendente: sono infatti frequenti le figure mitotiche dei nuclei nelle pareti dei condotti, e sempre dirette nel senso della lunghezza di questi. Ma questo allungamento non dura quanto l'estendersi della vescica nata-

toria, e il gomito non giunge mai così indietro; invece, a una certa epoca dello sviluppo, si trova che il condotto di sinistra poco prima del suo sbocco nella vescica, si volge bruscamente a destra, e continua immediatamente dietro a quello di questo lato: così che i due ureteri nell' ultimo tratto passano a destra della vescica natatoria[1].

Della vescica urinaria ho detto in principio che essa nelle giovanissime larve è globosa e relativamente molto ampia, come può vedersi nella fig. 10 che è di una sezione trasversale fatta immediatamente dietro dell' ano, in una larva lunga 8 mm. In seguito il suo aspetto cambia moltissimo, giacchè per la pressione della vescica natatoria essa diventa schiacciata, così da apparire sulle sezioni trasverse come una fenditura quasi lineare (fig. 13, *v. u.*): e diviene sempre meno apparente, e relativamente più piccola. Essa pure si sposta insieme all' ano e conserva col retto sempre gli stessi rapporti topografici; continuando ad indietreggiare anche dopo che l'allungamento dei condotti renali è cessato, questi finiscono per raddrizzarsi e vanno fino allo sbocco senza mutar direzione.

2. L'ano segue l'indietreggiare della vescica natatoria, ma più lentamente, e dopo che questa ha oltrepassato il livello a cui esso si apriva nella larva giovanissima, si trova sempre molto più avanti dell' estremo posteriore della vescica natatoria, val quanto dire della cavità addominale. Lo specchietto qui sotto contiene alcune cifre che mostrano la posizione dell' ano e del cul di sacco addominale, in varie epoche dello sviluppo.

Evidentemente, in relazione con l'indietreggiare dell' ano sta

Lunghezza della larva[2]	Numero del segmento cui corrisponde: l'ano	il cul di sacco addominale
8—9 mm.	5	5
10 »	6—7	8
13,5 »	9—10	11
14,5 »	11	14
15,5 »	15	19
16 »	14	18
18 »	15—16	20
adulto	30	35

[1] Già Hyrtl (Das uropoëtische System der Knochenfische. in: Denkschr. Akad. Wien 2. Bd. 1850) notò in alcuni pesci il percorso asimmetrico degli ureteri (*Pterois volitans, Caranx carangus*, alcuni Gadi).

[2] Non sembri strano trovare, in una larva più lunga, il processo meno avanzato; la lunghezza non sempre è strettamente proporzionale allo stadio di sviluppo; nè lo sviluppo delle varie parti è rigorosamente sincrono, ma, come

un continuo allungarsi del canale alimentare. Mentre le altre parti di questo, sviluppandosi e complicandosi, occupano uno spazio sempre maggiore, il retto, più particolarmente, cambia nel suo aspetto generale e mostra, per le numerose figure mitotiche del suo epitelio, un attivo accrescimento longitudinale. Esso occupa, nei primi tempi della vita estra-ovarica, buona parte della cavità addominale, ed ha un' ampiezza quasi eguale al suo diametro longitudinale (figg. 7, 8 e 23*r*); a misura che cresce la vescica natatoria, esso diventa sempre più angusto, rispetto alla sua lunghezza che aumenta; e al tempo stesso le sue pareti divengono più spesse. Questi cambiamenti si possono intendere facilmente, confrontando tra loro le fig. 22 e 23.

Vediamo ora quali altri fattori pigliano parte allo spostamento dell' ano. Per quello che precedentemente ho fatto notare sui segmenti muscolari delle due zone laterali (v. p. 309) è chiaro che, crescendo il segmento, nel quale si apre l'ano, questo viene trasportato alquanto indietro; questo movimento passivo non basta a spiegare tutto lo spostamento: l'altro fattore di esso sta nell' accrescimento dei tessuti cutanei e sotto-cutanei situati innanzi all' ano, e nella scomparsa (riassorbimento) di quelli posti dietro. Questo fatto, che era necessario ammettere a priori, è dimostrato dalle numerose figure mitotiche che si trovano nella pelle e nello scarso connettivo sotto-cutaneo: figure che sono tutte dirette longitudinalmente, nel senso dell' accrescimento.

Nella sua translazione, l'ano occupa tre diverse posizioni per rapporto alle pinne ventrali. Queste cominciano ad apparire, quando la larva raggiunge una lunghezza di 12—13 mm.; la loro base corrisponde ai segmenti 13—14; esse sono dunque situate molto più indietro dell'ano (fig. 2). In seguito le ventrali anche subiscono un leggero spostamento verso dietro, a causa dell' allungarsi dei segmenti muscolari, ma l'ano tosto le raggiunge, e quando la lunghezza della larva è intorno ai 15 mm., esso si apre proprio tra le ventrali; diventa poi posteriore ad esse (fig. 1).

L'accrescimento dei segmenti muscolari della zona inferiore, che, come abbiamo veduto, contribuisce allo spostamento dell' ano e delle ventrali, a un certo punto dello sviluppo s'arresta e allora, cominciando a svilupparsi in senso inverso la zona ventrale (v. p. 309),

già ho notato a pag. 311, ci sono piccole variazioni individuali, per le quali talvolta un fatto ontogenetico si trova leggermente anticipato o ritardato. Di ciò avremo anche altri esempii.

è chiaro che tanto le ventrali quanto l'ano devono venire nuovamente trasportati innanzi: questa nuova translazione ha però proporzioni trascurabili. Lo sviluppo di questa zona muscolare e della zona dorsale contemporanea può in taluni casi cambiare di molto l'aspetto delle larve de' pesci, avendo come conseguenza la migrazione di alcune pinne; così il SUNDEVALL[1] ha dimostrato nell' Aringa — il fatto è stato più recentemente notato dal HEINCKE[2] — ed io stesso ho potuto confermare l'osservazione in altri Clupeidi e rifarla nei Pleuronettidi[3], che la dorsale nasce molto più indietro della sua posizione definitiva, ed è portata innanzi appunto dal crescere della zona muscolare dorsale: anche le ventrali nell' Aringa subiscono una piccola translazione in avanti[4], ma essa è più limitata di quella della dorsale. giacchè le ventrali si formano più tardi, quando già la zona ventrale è in parte sviluppata.

Nell' Aterina la zona ventrale e la dorsale si sviluppano molto tardi ed hanno dimensioni molto limitate, così che producono effetti poco sensibili nella topografia delle pinne.

Ho insistito forse più che per l'argomento non importasse, sullo sviluppo dei segmenti muscolari, e sulle conseguenze che ne derivano, giacchè mi pare che questo fatto di notevole interesse sia stato finora molto trascurato e meriterebbe uno studio comparativo accurato nelle varie famiglie dei Teleostei.

3. Ho detto già come, dietro la cavità addominale della larva da poco uscita dall' uovo, tra le due zone muscolari inferiori sia interposto un tessuto connettivo embrionale, che forma da avanti indietro come un cuneo che per un lungo tratto della coda separa i muscoli d'un lato da quelli dell' altro. Le figg. 9—12 mostrano come, a misura che s'allontana dalla cavità addominale, la sostanza connettiva tra i muscoli diminuisce e le due zone muscolari finiscono per toccarsi.

---

[1] SUNDEVALL, C. J., Om fiskyngels utveckling. in: Svenska Akad. Handl. Vol. 1 N. 1.

[2] HEINCKE, F., Die Varietäten der Heringe. in: Ber. Comm. Wiss. Unters. D. Meere Kiel 1874—76 p. 37.

[3] RAFFAELE, F., Le uova galleggianti, ecc. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 8. Bd. 1888 p. 1.

[4] Per errore ho detto a p. 63 del lavoro citato che le ventrali »sono spinte indietro dallo svilupparsi dei mezzi coni muscolari ventrali i quali sono diretti posteriormente«; la direzione dei mezzi coni ventrali (zona ventrale) è la stessa di quelli dorsali, cioè da dietro in avanti.

Questo tessuto ha aspetto spongioso (fig. 24); gli scarsi elementi nucleati formano come una specie di rete di cui i nuclei occupano i nodi, e le maglie sono riempite di una sostanza fluida o semifluida, che sotto l'azione di liquidi conservatori diventa finamente granulosa, e ha un aspetto molto simile al plasma sanguigno che si trova nelle sezioni dei vasi: essa si colora debolmente con i liquidi coloranti ordinarii (carminio boracico, ematossilina, violetto di genziana, azzurro di anilina) e si distingue perciò a prima giunta nelle sezioni dai muscoli che lateralmente la limitano.

Dapprincipio scarso. questo tessuto aumenta durante lo sviluppo della larva, e mentre sembra diminuire in esso la sostanza fluida, diventano più abbondanti i nuclei e le fibre. Ma se da una parte il connettivo aumenta, allontanando sempre più e per una più lunga estensione i muscoli di un lato da quelli dell' altro, d'altra parte, esso sparisce a poco a poco anteriormente, cedendo il posto al cul di sacco addominale in cui si avanza la vescica natatoria. Ed è infatti il riassorbimento continuo di questa sostanza, che spiega la facilità con la quale la vescica e l'ano si spingono verso dietro. Non tutto il tessuto è riassorbito, ma esso piglia parte ancora alla formazione dell' endotelio peritoneale, a misura che la cavità addominale lo invade, e probabilmente anche a quella dei vasi. Non è facile fare con sicurezza e in particolare la sua storia: ma esso deve ritenersi come un residuo di connettivo non ancora differenziato, costituente una conserva di materiali che man mano o vengono utilizzati tali quali sono, o, riassorbiti, servono indirettamente allo sviluppo di altre parti. Certo è che si trovano in esso spessissimo segni manifesti di degenerazione: nuclei che si colorano poco intensamente, masse formate da cellule connettivali mobili fuse insieme, ecc.

Un tessuto simile e che ha una storia quasi identica è quello descritto da Ayers[1] nel Salmone, dove, secondo le osservazioni di questo autore, il condotto renale, che dapprincipio è immediatamente vicino all' ano, se ne allontana poi col progresso dello sviluppo, e lo spazio tra essi è occupato da uno »schwammartiges mesodermales, aus unregelmäßigen und häufig sternförmigen Zellen bestehendes Gewebe. Am 61. Tage [dello sviluppo] hat der Abstand zwischen den beiden Canälen noch weiter zugenommen und das mesodermale Gewebe ist nun in beharrlicher Rückbildung resp. Resorption begriffen, so dass schließlich

[1] Ayers, Untersuchungen über die Pori abdominales. in: Morph. Jahrb. 10. Bd. 1884 p. 345.

die Leibeshöhle nur noch durch eine sehr dünne, im Wesentlichen nur noch aus Peritonealepithel bestehende Membran von der Außenwelt abgeschlossen ist.«

Lo »schwammartiges Gewebe« che nel Salmone occupa un piccolo spazio dietro la cavità addominale, e dà luogo col suo riassorbimento alla formazione dei pori addominali, è qui esteso lungo un gran tratto del tronco.

Insieme al tessuto connettivo embrionale, s'intende che viene anche riassorbito a poco a poco quel tratto della pinna embrionale che s'appoggia su di esso e corre dalla primitiva posizione dell' ano fino innanzi al punto, dove si sviluppa la pinna anale definitiva, come può vedersi nelle figg. 1 e 2.

L'avanzarsi della cavità addominale è preceduto sempre dall'estendersi del pigmento che tapezza la parte dorsale del peritoneo e fa come da battistrada alla cavità. Questo fatto e la natura stessa del connettivo e il modo come diventa peritoneo, indurrebbero a considerare tutto il tratto solido, occupato da esso tra i muscoli inferiori, come continuazione effettiva della cavità addominale, la quale sarebbe al principio della vita postembrionale riempita da una gran massa di sostanza mesodermica; così che l'estendersi di essa non sarebbe prodotto se non dal divenir vuota la sua porzione posteriore, a misura che si sviluppa la vescica natatoria.

La differenza tra questo modo d'intendere il fenomeno e l'altro (che io credo il giusto), che cioè dapprincipio la cavità addominale sia limitata alla porzione anteriore, mentre la più gran parte del corpo è fatta dalla parte codale, non è naturalmente, riferendosi al fenomeno stesso, se non una questione di parole, ma acquista importanza, quando si voglia valutare il significato morfologico del fatto.

Se la cavità addominale esiste dal principio fino al punto dove giunge nell' adulto, l'endotelio peritoneale parietale si deve trovare a tapezzare i muscoli nella superficie loro interna, facendo come un sacco intorno alla sostanza connettiva embrionale. L'esistenza di questo endotelio è difficile a provarsi direttamente, e non è prudente concludere nulla al proposito dalle sezioni; bisogna dunque accontentarsi di fare a meno di un argomento che sarebbe fino a un certo punto decisivo. Vediamo se altri ve ne sono di cui possiamo servirci. Un primo lo troviamo nel modo di comportarsi della vescica natatoria nell' adulto. Il criterio anatomico di cui ci serviamo per stabilire il limite tra la porzione addominale e la codale nei pesci, è il modo di comportarsi delle appendici scheletriche delle vertebre,

e più propriamente degli archi emali. Questi. nella porzione codale, si saldano ventralmente, formando per ciascuna vertebra un anello chiuso entro cui scorrono l'aorta e la vena codale; ora la vescica natatoria, e con essa un cul di sacco della cavità addominale, si spingono nei primi 4 o 5 anelli formati dagli archi emali: cioè, la cavità addominale nell' adulto si prolunga per un tratto nella coda.

Altro argomento ci è fornito dalla posizione. nella larva, della vena codale inferiore e delle vene intervertebrali che vi sboccano: la prima infatti occupa una posizione del tutto diversa da quella che ha anteriormente, dove è già formata la cavità addominale; le vene intervertebrali formano, come si vedrà meglio in appresso, dei tronchi situati nel piano mediano, i quali cioè attraverserebbero la cavità addominale, se questa già esistesse in quella regione (figg. 4—6).

Mi pare, per quanto precede, doversi ammettere che: la cavità addominale si va estendendo verso dietro col crescere della larva, a spese del tessuto connettivo intermuscolare della coda.

Io non voglio entrare qui a giudicare del valore della divisione stabilita nel corpo dei pesci, in porzione addominale e porzione codale; per ora non sono preparato ad una discussione così importante: mi sono perciò accontentato di spiegare i fatti osservati nello sviluppo ontogenetico dell' Aterina, in rapporto ai criterii anatomici vigenti, ma non posso fare a meno di esprimere il dubbio che essi non sieno assolutamente giusti e sieno suscettibili di modificazioni mercè gli sforzi riuniti dell' anatomia comparata e dell' ontogenia.

Occupiamoci ora delle variazioni che subiscono le vene della coda durante lo sviluppo della larva.

Per la trasparenza cristallina dei tessuti e per l'abbondanza degli elementi sanguigni colorati riesce, come già dissi, agevolissimo studiare la circolazione nella regione codale; più innanzi, per la presenza dei visceri addominali e del pigmento, non è più possibile seguire il cammino dei vasi; ma è appunto la circolazione della coda, che presenta l'interesse maggiore, come vedremo in seguito.

Nella larva da poco sgusciata, l'aorta, come ordinariamente si trova nei teleostei, giunta presso al termine della corda dorsale, si continua. facendo un' ansa molto stretta, nella vena codale. Questa, angusta in sul principio, corre immediamente sotto l'aorta;

dopo un tratto se ne allontana, facendo gomito, si volge piuttosto bruscamente in basso e in avanti e scorre lungo il margine ventrale della coda, alla base della pinna anale primordiale, e così continua fin dietro alla vescica urinaria, divenendo mano mano più grossa per il sangue che riceve dalle vene intervertebrali. Questa vena è stata descritta dal v. Baer[1] col nome di vena codale inferiore, che è opportuno conservare. (Fin qui basta l'osservazione sul vivo; per seguire l'ulteriore cammino della vena, bisogna ricorrere alle sezioni.) Poco prima della cavità addominale, la vena si curva in alto e si va accostando nuovamente all' aorta (fig. 4 *v.i.*), passa tra i due condotti del rene nel gomito che questi fanno prima di sboccare nella vescica urinaria (fig. 11) e continua dorsalmente a questa ed al retto (fig. 9 e 10): diventa poi dorsale ai condotti urinarii (fig. 8) e finisce per addossarsi all' aorta (fig. 7), scorrendo quindi immediatamente sotto quest' arteria, tra essa e i due condotti renali. Giunta dietro alla vescica natatoria, essa diventa alquanto più angusta, e, cessando di scorrere medialmente, si situa a destra dell' aorta, per poi andar finalmente a sboccare nel seno di Cuvier dello stesso lato. Come si vede dunque, la vena codale inferiore si continua direttamente nella porzione addominale; la sua continuazione è la vena cardinale degli autori e propriamente la v. cardinale destra. Io la chiamo vena addominale. Ziegler[2] le dà il nome di Stammvene, e giustamente osserva che essa si mette soltanto a un periodo avanzato dello sviluppo in relazione con la v. codale, la quale in principio si continua con la v. sottointestinale.

Le vene intervertebrali, che sboccano nella v. codale, non corrispondono sempre, a quanto pare, alla descrizione data da Vogt nel Salmone e da v. Baer nel *Cyprinus blicca*. Questi autori dicono che vi è un vaso in ciascun segmento ed è alternativamente un' arteria e una vena, così che per ogni due segmenti vi è una vena. Nell' Aterina, ho trovato una certa irregolarità in queste vene: spesso ne ho vedute in segmenti successivi. Ma ciò poco importa pel nostro argomento: ciò che interessa notare, è che ciascuna vena intervertebrale, al disotto della notocorda e dell' aorta, si accosta gradatamente a quella del lato opposto, e finisce per unirsi ad essa, formando così un tronco unico, mediano, che va a raggiungere la vena codale (fig. 24, *v.int*). La direzione di questi tronchi trasversali

[1] Baer, K. E. v., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835 p. 25.

[2] Ziegler, E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. in: Arch. Mikr. Anat. 30. Bd. 1887 p. 596.

non è identica per tutti, ma subisce piccole variazioni, però la gran maggioranza di essi hanno un decorso curvilineo, a concavità anteriore; nel primo tratto (in cui le due vene intervertebrali per lo più non ancora si sono fuse) sono diretti da avanti indietro, nell' ultimo, che precede il loro sbocco nella v. codale, invece da dietro in avanti; i vertici delle curvature delle singole vene non sono tutti su di una retta: talune vene ancora sono più incurvate, altre meno (fig. 4, 5 e 6).

Con lo svilupparsi della larva la circolazione nella coda cambia notevolmente il suo aspetto. Se si osserva un' Aterina lunga dai 10 agli 11 mm., si vedrà che la vena codale inferiore segue lo stesso decorso; ma, accanto ad essa, un' altra ne è sorta, situata più profondamente, che per un lungo tratto della coda le è quasi parallela, e finisce per confluire con essa a un certo punto (verso il 16° segmento). Nella fig. 4 si può vedere benissimo il modo di comportarsi delle due vene *v.p* e *v.i*; nella porzione posteriore la v. c. profonda (v. caudalis profunda v. Baer) di nuova formazione, ha un calibro maggiore della inferiore la quale è divenuta più angusta; a misura che vanno avanti, il rapporto tra i diametri delle due vene varia, e la profonda diventa man mano eguale e poi sempre più stretta dell' altra.

Alcune vene intervertebrali che sboccavano nella vena codale inferiore si sono in parte o completamente atrofizzate: nella figura 4 si veggono in *t* e *t'* i residui di due altre vene che hanno perduto la loro funzione. Le vene trasversali rimaste sboccano prima nella vena profonda, poi, continuando il loro cammino, nella inferiore.

Passiamo ora ad uno stadio più avanzato, quale è quello rappresentato dalla fig. 5. La nuova via del sangue ha fatto grandi progressi: la vena inferiore è divenuta più angusta e vi scorre minor copia di sangue, mentre la profonda si è prolungata fino al 14° segmento, si è di molto ingrossata e trasporta ora la maggior parte del sangue; le vene intervertebrali hanno quasi tutte abbandonata la vena inferiore. Nella fig. 6 si vede ancora più voluminosa la vena profonda, ridotta invece ad un esilissimo vasellino la inferiore lungo la più gran parte della coda.

Questa figura mostra il modo di formazione della vena profonda. Si veggono infatti partire dalle vene intervertebrali delle propaggini che si avviano a riunire ciascuna vena a quella che le sta immediatamente dietro; tra alcune già si è stabilita una comunicazione che forma un piccolo sistema collaterale alla vena codale inferiore, che in quel punto è ancora in tutto il suo sviluppo. Si

vede facilmente, come questi vasi longitudinali, situati su per giù in una stessa linea, finiranno per divenire continuazione del tronco venoso profondo. Questo processo di formazione dev' essere certamente identico per tutta la estensione della vena. Già v. Baer lo aveva in certo modo descritto in questo limpidissimo brano che mi piace di trascrivere:

»Die untere Schwanzvene nimmt rasch sehr an Weite zu. Zugleich mehren sich die Maschen, welche die in sie tretenden Venen bilden, so dass man am dritten und vierten Tage ein ungemein reiches Venennetz in der unteren Hälfte des Schwanzes sieht. Das stärkste Gefäß in diesem Netze ist die Grenze desselben, die untere Schwanzvene selbst. Sie ist jetzt viel weniger ein gleichmäßig fortlaufender Canal als in unserer Fig. 20, sondern hat zwischen je zwei unteren Dornfortsätzen eine Einsenkung nach oben. Man erkennt hieraus, dass das Blut immer mehr gegen den unteren Wirbelcanal, in welchem das hintere Ende der Aorta liegt, andrängt. Ich möchte sagen, dass das Blut in diesen Canal hinein will und noch nicht kann . . . . . Man sieht . . ., dass, indem das Netz reicher wird, die einzelnen Gänge um so mehr zunehmen, je mehr sie der Aorta parallel laufen, oft ist es am 4. Tage dadurch schon eine Vene geworden, welche, ohne an der Aorta anzuliegen, also wohl ohne im unteren Wirbelcanale zu verlaufen, der Aorta bis auf kleine Ungleichheiten parallel läuft. Das Einzelne des Fortganges verdeckt die zunehmende Undurchsichtigkeit. Viel später . . . . . findet man im unteren Wirbelcanale dicht an der Aorta eine tiefe Schwanzvene (Vena caudalis profunda), während die untere Schwanzvene nur noch wenig Blut führt.«

Ho voluto riportare questa descrizione, perchè essa dimostra chiaramente accadere nel *Cyprinus blicca*, studiato dal Baer, gli stessi fatti nello sviluppo postembrionale che nell' Aterina, riguardo alle vene della coda; a ciò aggiungendo alcune osservazioni, fugacemente fatte da me varie volte su larve di altre specie di Teleostei, si può conchiudere che il fatto è comune a molti pesci; sebbene oltre al Baer io non so che altri lo abbia notato.

Ora soffermiamoci per poco a considerare quale sia il meccanismo di formazione della vena codale profonda e di atrofia della inferiore. La causa prima sta nello sviluppo della vescica natatoria, la quale esercita evidentemente una certa pressione sulla vena addominale dapprima e poi anche sulla codale, quando la vescica è giunta più indietro: la qual pressione costituisce un ostacolo al corso del

sangue; perciò, e perchè durante lo sviluppo la massa del sangue va aumentando, vi è sempre in tutti i vasi codali una pressione notevole del sangue sulle pareti. I punti dove questa pressione è maggiore, sono, per legge d'idrodinamica, quelli immediatamente precedenti (nel senso della corrente sanguigna) le curvature; in conseguenza di questa legge, Roux[1] ha dimostrato che in un tubo curvo fatto di sostanza plasmatica l'urto di una corrente liquida produce una bozza nella parete in corrispondenza della convessità della curva[2].

Noi vediamo infatti le propaggini longitudinali dei vasi trasversali (intervertebrali) formarsi appunto là, dove questi vasi fanno gomito (v. fig. 6). Sebbene io non abbia potuto osservare compiutamente il principio della formazione della vena profonda nella sua parte posteriore, credo poter affermare che essa comincia a formarsi in quel punto, dove la vena codale, dopo aver corso per un tratto sotto l'aorta, all' estremo della notocorda, fa un gomito brusco e diventa marginale. È appunto immediatamente prima del gomito che la pressione del sangue determina un rigonfiamento varicoso della parete nella direzione stessa del tratto posteriore della vena, e il sangue, che tende sempre a conservare la direzione iniziale, urterà continuamente contro la bozza prodotta, tendendo a spingerla innanzi: ed essa molto probabilmente giungerà per tal modo alla prossima vena intervertebrale, ovvero s'unirà con una propaggine della medesima che le viene incontro. Da questo punto innanzi credo che tutte le propaggini sono dirette da avanti indietro, come abbiamo veduto essere nelle anteriori, giacchè, come ho detto, le curvature delle vene intervertebrali sono a convessità posteriore. Il processo di formazione della vena codale profonda si compie in generale da dietro in avanti, ma spesso si mettono in comunicazione contemporaneamente varie vene trasversali (intervertebrali), o anche talvolta due o più vene possono già essere in comunicazione più avanti di altre che non ancora lo sono. Lo sbocco della vena codale profonda nella inferiore corrisponde evidentemente a una vena intervertebrale (v. figg. 4—6).

Il fatto già notato che i vertici delle curve di queste vene, non sono su di una retta, fa sì che la vena profonda ha per ordinario dapprincipio un decorso a zig-zag. Del resto la formazione di essa

[1] Roux, W., Über die Verzweigungen der Blutgefäße. in: Jena. Zeit. Naturw. 12. Bd. 1878 p. 205.

[2] »Ist die gebogene Röhre aus bildsamem Material, so wird ihre Wand an der Anprallstelle, unter gleichzeitig erfolgender Streckung des Rohres, ausgebuchtet werden.« Roux p. 253 § 67.

è in pieno accordo con le leggi stabilite da Roux (loc. cit.) per le biforcazioni dei vasi.

Stabilitasi la nuova via del sangue, l'altra viene poco a poco abbandonata, e la vena inferiore finisce con l'atrofizzarsi completamente, insieme alle vene intervertebrali che vi andavano, giacchè è chiaro che il sangue proveniente dalle vene intervertebrali segue più facilmente la via prossima della vena profonda, dove l'impulso della *vis a tergo* si fa più direttamente sentire, anzi che quella più lunga della vena inferiore. La nuova vena formata non ha fin da principio, come già osservò il Baer (v. innanzi a p. 323), e come può vedersi nelle figg. 4—6, la direzione che avrà poi definitivamente sotto l'aorta, insieme alla quale sarà racchiusa nel canale osseo formato dagli archi emali, ma l'acquista a poco a poco. Ciò accade perchè, aumentando la massa del sangue e quindi il calibro nella porzione posteriore (quella cioè che fin dal principio è immediatamente addossata all'aorta e ne segue la direzione), la vena che si va formando tende sempre più a disporsi nella continuazione del tratto posteriore. Infatti ogni porzione della nuova vena si deve considerare come un tronco formato dalla riunione della porzione precedente e di una (o più) vena intervertebrale; ora, secondo le leggi stabilite da Roux nel lavoro poc' anzi citato, l' asse del tronco formato dalla riunione di due vene sta nel piano degli assi di queste, e la sua direzione si accosta »tanto più a quella della maggiore quanto più grande è il rapporto tra essa e la più piccola, purchè esso non superi 4, cioè che il diametro della vena più piccola sia almeno $^1/_4$ di quella dell' altra«. (Vedi Roux, l. c. pag. 213, 214 e 219.)

Nel caso nostro queste leggi trovano piena conferma e bastano a spiegarci tutto l'andamento della vena codale profonda. Si consideri la fig. 5; si vedrà che nel tratto posteriore già la vena è perfettamente parallela all' aorta; dal 23° segmento comincia ad allontanarsene, mentre diviene mano mano più angusta; in principio il suo diametro è notevolmente maggiore di quello delle vene intervertebrali, poi la differenza va scemando, fino a divenir zero, nel punto che corrisponde al segmento 15°; e la vena codale profonda s'allontana sempre più dalla direzione primitiva, facendo una curva a concavità ventrale la quale si accentua tanto più, quanto più angusto è il diametro della vena. Ora il volume (diametro) della vena aumenta col progresso dello sviluppo, mentre le vene intervertebrali non s'ingrossano nella stessa misura, così che il rapporto tra essi e la vena codale diminuisce fino a divenire trascurabile (meno di $^1/_4$).

Quindi la direzione della vena codale diventa rettilinea e parallela a quella dell' aorta in tutto il suo percorso; così con la completa scomparsa della vena inferiore si compiono le trasformazioni delle vene della coda, e ciò molto prima che sia finita tutta la metamorfosi, cioè quando le larve hanno raggiunto una lunghezza di 16—17 mm.

La vena addominale che fa seguito alla codale è pur essa spostata dal crescere delle vescica natatoria, e viene a situarsi per la massima parte della sua estensione completamente a destra dell' aorta (figg. 18 e 19), tanto da sembrare un vaso simmetrico ad essa, da cui sempre meglio si distingue a prima giunta, col progredire dello sviluppo, pel suo diametro maggiore.

Non posso, poichè mi trovo a parlare del sistema circolatorio, tacere di due vasi di cui inutilmente ho cercato notizia nella letteratura dei Teleostei; essi sono identici certamente a quelli descritti e figurati da P. Mayer negli Elasmobranchi.

Questi due vasi longitudinali che scorrono parallelamente all'aorta, uno per ciascun lato e un po' dorsalmente ad essa, sono relativamente molto più sviluppati al principio della vita postembrionale, e sembrano occupare tutta l'estensione dell' addome e della coda, mostrandosi più ampii nel loro tratto addominale. In essi ho veduto sboccare di tanto in tanto (segmentalmente?) le vene intervertebrali, sicchè io non esito a chiamarli vene (il Mayer nelle sue figure le colora come le arterie e le chiama vasa vasorum). Queste due vene hanno certamente un significato morfologico che forse con più estese osservazioni si potrà svelare un giorno; per ora mi accontento di palesarne la presenza anche nei Teleostei, senza fare su di esse ipotesi premature. Esse sono indicate in alcune figure con la lettera x.

Se ora recapitoliamo nella nostra mente i varii fatti veduti nello sviluppo postembrionale dell' Aterina, potremo arrischiare una ipotesi senza tema di allontanarci troppo dalla verità, che cioè le varie trasformazioni riconoscono per prima causa il bisogno di alimentazione della larva, dopo che è finito il vitello nutritivo. La gran quantità di alimento richiesto per l'accrescimento, e introdotto nel canale alimentare, deve avere una prima influenza tutta meccanica, distendendolo enormemente, sopratutto nella porzione stomacale, così che questa, come già ho prima accennato, ostacola la espansione anteriore della vescica natatoria che diventa in conseguenza di ciò il fattore più attivo della metamorfosi, grazie al suo grande e rapido aumentar di volume. Si può poi anche ammettere

che la necessità della nutrizione determini l'accrescimento del tratto intestinale, e così aumenti ancora il contenuto della cavità addominale, e la pressione contro la porzione anteriore della vescica. L'espansione di questa e l'allungamento del tratto intestinale mi sembrano bastevoli a spiegare i rimanenti processi.

La posizione così anteriore dell' ano e la poca estensione della cavità addominale della larva dell' Aterina appena sgusciata non sono certamente condizioni primarie; noi abbiamo oramai sufficienti argomenti per ritenere che la posizione dell' ano nei pesci più antichi doveva essere prossima all' estremo posteriore, così che in tutte quelle specie in cui l'ano è più o meno anteriore, ciò probabilmente è accaduto per un adattamento secondario.

Considerando dunque la posizione dell' ano nei Teleostei, noi possiamo distinguere tre gruppi. Il primo, che comprende le forme primitive o che a queste più si avvicinano, in cui l'ano è posteriore, cioè molto più prossimo all' estremo codale che all' estremo anteriore, come ad es. i Clupeidi, i Salmonidi, ecc. La posizione dell' ano non muta (sensibilmente almeno) in questo caso nello sviluppo ontogenetico.

Il secondo comprende alcuni pesci in cui l'ano è molto ravvicinato all' estremo anteriore, come ad es. le Cepole, i Pleuronettidi ecc., e le larve di varie specie, quando escono dall' uovo (*Atherina*, *Lepidopus* ed altre).

Il terzo si compone di quei pesci in cui l'ano è più o meno posteriore nella forma adulta, ma al principio dello sviluppo post-embrionale occupa una posizione anteriore; e non credo ingannarmi nel dire che ciò accade in modo più o meno pronunziato nella maggior parte delle specie.

Se ora vogliamo cercare la ragione di questi cambiamenti di posto dell' ano, mi pare sia probabile che la prima migrazione dell'ano da dietro in avanti (filogenetica), che ha condotto alla formazione del secondo gruppo di pesci, dipenda dalla utilità per la specie di avere la coda, organo principale della locomozione, molto sviluppata, specialmente allo stato larvale: scopo, che verrebbe raggiunto tanto con l'allungarsi della coda, quanto col ridursi della cavità addominale, e nei due casi l'ano sarebbe spostato (passivamente o attivamente) da dietro in avanti.

La seconda migrazione dell' ano, quella cioè da avanti in dietro (ontogenetica), che abbiamo studiata nell' Aterina, e che conduce alla formazione del terzo gruppo di pesci, può essere stata prodotta dalla necessità di un aumento della cavità addominale, in rapporto sia allo

allungamento del tratto intestinale, per bisogno di più abbondante alimentazione, sia all' aumentar di volume della vescica natatoria, o allo spostarsi di essa per ragioni di statica o per altre ragioni fisiologiche a noi ignote; sia infine al simultaneo avvenimento dei due processi.

Napoli, Stazione zoologica, Gennaio 1890.

Spiegazione delle figure.

Indicazioni comuni.

a.	ano.	*p.*	pancreas.
ao.	aorta.	*r.*	retto.
ch.	corda dorsale.	*v.*	pinne ventrali o abbozzi di esse.
c.r.	condotti del rene.	*v.a.*	vena addominale.
c.r'	tratto ascendente di essi.	*v.i.*	- codale inferiore.
g.	corpo linfoide (?).	*v.p.*	- - profonda.
m.	muscoli.	*v.u.*	vescica urinaria.
mes.	sostanza connettiva codale.	*x.*	vene longitudinali poco note.
n.	vescica natatoria.		

L'aorta è colorata in bruno oscuro, le vene sono azzurre, i muscoli bruno-chiari; il connettivo codale è di una tinta più chiara di quella dei muscoli.

Tavola 12.

Fig. 1. *Atherina hepsetus*, lunga 16,5 mm. × 9.
- 2. - - - 13 - × 10.
- 3. - - - 11,5 - × 10.
- 4. Porzione della coda di una larva di 10,5 mm. disegnata dal vivo per mostrare la disposizione delle vene — *t. t'.*, tracce di vene intervertebrali atrofizzate.
- 5 e 6. Porzione della coda di larve lunghe rispettivamente 12,5 e 13 mm. *v.int.* tronco impari, formato dalle vene intervertebrali.
- 7—12. Sezioni trasversali di una larva di 8 mm. (da poco sgusciata). 7) verso la metà della v. natatoria, 8) verso la fine di essa, 9) a livello dell' ano, 10) a livello della v. urinaria, 11) più indietro, in modo da tagliare il tratto discendente e l'ascendente dei condotti renali, 12) dietro al gomito di questi.
- 13—17. Sezioni trasversali di una larva più sviluppata (12—13 mm.): 13) a livello della v. urinaria, 14) verso la fine della v. natatoria, 15) dietro di essa, 16) a livello del gomito dei condotti renali, 17) dietro il gomito.
- 18—20. Sezioni trasversali di una larva molto più grande (18 mm.): 18) alla base delle ventrali, 19) verso la fine della v. natatoria, 20) al principio della porzione codale. — Le parti tratteggiate indicano il tessuto scheletogeno. — *r.m.* mesonephros.

Fig. 21. Figura schematica che mostra i rapporti dei segmenti muscolari con le vertebre: *c. v.* colonna vertebrale.
z.d. zona muscolare dorsale.
z.l.s. - - laterale superiore.
z.l.i. - - - inferiore.
z.v. - - ventrale.
Le linee punteggiate indicano i limiti primitivi del corpo.

Tavola 13.

- 22. Sezione sagittale nel piano mediano di una larva lunga circa 11 mm. — *f.* fegato, *st.* stomaco, *p.e.* pinna embrionale.
- 23. Sezione sagittale nel piano mediano di una larva più giovane. La sezione è alquanto obliqua; lettere come nella fig. precedente.
- 24. Sezione trasversale verso la fine delle ventrali, di una larva di 11—12 mm. — *v.int.* vene intervertebrali.
- 25. Sezione della regione codale, posteriore alla precedente.
- 26. Sezione fatta ancora più indietro.
- 27. Sezione sagittale nel mezzo della porzione anteriore della v. natatoria di una larva di 8—9 mm. *vas.* vasi.
- 28. Lo stesso oggetto della fig. precedente di una larva più sviluppata. — *cav.* porzione anteriore della cavità della vescica racchiusa nel corpo rosso. *con.* connettivo.

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 14 und 15.

XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes.

In der 7. Studie (Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. 1885 pag. 8 ff.) habe ich in einer allgemeineren Auseinandersetzung über die Natur und Beschaffenheit der vorderen Kopfhöhlen, bei vollster Anerkennung der bekannten und wichtigen Arbeit Van Wijhe's, verschiedene Einwendungen gegen die Verwerthung des damals von dem holländischen Forscher im Anschluss an Balfour und Marshall weiter geführten Thatsachen-Materiales gemacht. Ich erlaube mir, die damaligen Worte hier nochmals hervorzuheben (pag. 10—12).

»Die oben genannten drei Forscher stellen sich die Bildung der Kopfhöhlen in ihren Einzelheiten und in ihren Lagebeziehungen zu constant vor und glauben die Umstände bereits zu kennen, welche als Motive für die Varianten anzusehen seien; desshalb sind sie der Meinung, aus den Verhältnissen der Kopfhöhlen und den sie begleitenden Nervenursprüngen resp. Nervenvertheilungen mit Sicherheit die Vexata Quaestio der Kopfsegmente lösen zu können. . . . Die Formation der Kopfhöhlen ist Schwankungen unterworfen; mitunter verhalten sie sich sogar auf den beiden Seiten desselben Embryo verschieden.« Ich schildere dann weiter einige dieser Varianten und schließe mit den Worten: »es entgeht uns einstweilen noch zu sehr die Beurtheilung der Gründe, welche zu dieser oder jener Umformung geführt haben mag, wir brauchen noch ein sehr

viel größeres Beobachtungsmaterial an den verschiedenen Species der Selachier, ehe wir einen klaren Einblick gewinnen können.

An diese vor fünf Jahren gedruckten Worte möchte ich heute erinnern, da ich in der Lage bin, einen Befund mitzutheilen, der nicht nur die Motive der oben erwähnten Varianten in der Bildung der Kopfhöhlen klarlegt, sondern das ganze Problem der Segmentation des Kopfes und vielleicht der Phylogenese der Wirbelthiere auf eine solidere Basis bringt, als es bisher gelingen wollte.

Beschäftigt mit den eingehendsten Studien über die Wurzelbildung der Spinal- und Hirnnerven und durch zahlreiche Präparate von 2—8 mm langen, in den drei Hauptrichtungen geschnittenen *Torpedo*-Embryonen davon überzeugt, dass im Kopf bei Weitem nicht das ganze Material der Ganglienleiste zur Bildung der bekannten Kopfganglien benutzt wird, dass vielmehr sowohl im Bereich des Facialis wie des Trigeminus rudimentäre Ganglienbildungen sich vorfinden, deren Bedeutung für die ursprüngliche Constitution des Kopfes eben so wenig gewürdigt ist, wie die Wurzelbildung der dauernden Ganglien und wie die Entstehung der Augenmuskelnerven, fasste ich auch die gesammte Mesodermbildung des Kopfes von Neuem in den Bereich meiner Untersuchungen und gelangte dabei zu Resultaten, deren Tragweite schwerlich überschätzt werden kann, wenn es auch tiefgehender kritischer Erwägung bedürfen wird, dieselbe vollständig zu ermessen und auszubeuten.

Van Wijhe's principiell richtiger und die Frage nach der Bedeutung der Kopfhöhlen fördernder Gedanke war, ihre dorsalen Theile als Myotome zu deuten, ihre Umformung zu Augenmuskeln weiter zu verfolgen als Balfour, und die in sie eindringenden Nervi abducens, trochlearis und oculomotorius als den motorischen Spinalnerven homodyname ventrale Wurzeln dazu gehöriger Kopfganglien in Anspruch zu nehmen. Eine Zeit lang habe ich gegen diese Erkenntnis angekämpft, als ich, durch die Blutgefäßbeziehungen des Auges stutzig gemacht, nach Kiemenbildungen in der Nähe des Auges suchte und dabei die Augenmuskulatur als ausschließlich ventrale Theile der Kopfhöhlen in Anspruch nahm[1], ihre Muskelfaserbildung als eine von derjenigen der Rumpfmyotome verschiedene hervorhob und durch die vermeintliche Ganglionbildung des Oculomotorius und die merkwür-

[1] Dies ist mir mit vollem Rechte von Goronowitsch (Gehirn- u. Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*. in: Morph. Jahrb. 13. Bd. 1888 pag. 522) zum Vorwurf gemacht worden; dass ich es schon selbst eingesehen und zurückgenommen, ist Goronowitsch entgangen.

digen Beziehungen des Trochlearis zu dem vordersten, rudimentären Ganglion der Ganglienleiste verleitet ward, die Homodynamie dieser Nerven mit motorischen Spinalnerven in Zweifel zu ziehen (vgl. 10. Studie, 6. Bd. pag. 432 ff.).

Neuerdings hat Rabl mich noch überboten, indem er überhaupt eine Gliederung des Vorderkopfes in Abrede stellt, die Augenmuskulatur als Abkömmlinge der Kaumuskeln in Anspruch nimmt und nicht übel Lust bezeigt, die drei Augenmuskelnerven allesammt aus der Trigeminusplatte hervorgehen zu lassen (Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889 pag. 228 ff.).

Den Rückzug von meiner falschen Position hatte ich bereits in der 12. Studie (7. Bd. 1887) angetreten, wo es pag. 328 heißt:

»Ich habe den heiklen Fragen über Ursprung und Bedeutung der vordersten Kopfhöhle neuerdings viel Aufmerksamkeit geschenkt und sehe wohl, dass ich meine in der 10. Studie ausgesprochenen Anschauungen an mehr als einer Stelle zu modificiren haben werde. So muss ich Van Wijhe Recht geben, der das mittlere Stück, welches die vordersten beiderseitigen Kopfhöhlen verbindet, für dorsal erklärt[1], während ich es mit Balfour als ein ventrales Verbindungsstück ansah; die Entscheidung liegt für meine jetzige Auffassung in den Lagerungsbeziehungen dieses Verbindungsstückes zu der vorderen Partie der Carotiden, wo sie sich der Hypophysis nähern. Soll jenes Verbindungsstück als ventral gelten, so müsste die Carotis dorsal davon verlaufen: das Umgekehrte ist aber der Fall — und so darf man dies Verbindungsstück vor der Hand nur als eine Verschmelzung dorsaler Theile der vordersten Kopfhöhlen ansehen, mithin auch das Vorhandensein solcher dorsaler Theile an dieser vordersten, und damit wohl auch der zweiten und dritten Kopfhöhle zugeben. Wie viel und wie weit diese Deutung besonders der vordersten Kopfhöhle als seriales Homologon von Myotomen gehen darf, ist eine andere Frage, zu deren Entscheidung noch viel andere Argumente gehören, auf die ich an dieser Stelle einzugehen nicht versuchen will.«

Es ist bekannt und von Van Wijhe gebührend anerkannt, dass schon Milnes Marshall in den vorderen Kopfhöhlen Myotom-Elemente vermuthete; ich halte es für nützlich, die Stelle in Erinnerung

[1] Ich will den Darlegungen einer späteren Studie vorgreifen und schon jetzt mittheilen, dass dieses mittlere Verbindungsstück factisch aus der medianen Verschmelzung zweier ganz distincter Myotome hervorgeht, welche auf Taf. 14 Fig. 5—7 *x* angegeben sind.

zu bringen, in welcher der englische Forscher diesen wichtigen Gedanken aussprach (Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranchs. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 21 1881 pag. 75).

»The dorsal portions of the first three head cavities lying above the level of the tops of the visceral clefts, become, at a still later stage, cut off from the ventral portions lying in the visceral arches. The subsequent changes undergone by these dorsal and ventral portions differ materially from one another, as will be noticed later on. In the trunk we also find a division of the coelomic cavity on either side into a dorsal or vertebral portion, which forms a series of cavities occupying the centres of the protovertebrae, and a ventral or parietal portion forming the peritoneal cavity.

»It becomes now an interesting question, which, owing to insufficient material, I am unable as yet to answer definitely, whether this division of the head coelom into dorsal and ventral portions is not strictly comparable to the division of the body coelom into vertebral and parietal portions. I have only observed these dorsal portions in the first three head cavities — the premandibular, mandibular and hyoidean cavities.«

An diese Angaben Marshall's schloss dann Van Wijhe die seinigen und sprach die These ganz bestimmt aus, dass die dorsalen Theile der Kopfhöhlen den Myotomen des Rumpfes entsprechen, zählte sie und gelangte zu neun Ursegmenten des Kopfes, mit entsprechendem Zubehör von Nerven etc.

In einer kürzlich erschienenen Publication »Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels« (Anat. Anz. 4. Jahrg. 1889 pag. 558 ff.) hält Van Wijhe diese Angaben aufrecht und sucht sie noch durch den Hinweis auf *Amphioxus* zu erhärten, bei welchem er in frühem Stadium die Lebermündung im 13. Segmente findet, woraus er sich zu dem Schluss berechtigt glaubt, alle vorher gelegenen Segmente als dem Kopfgebiet der Cranioten zugehörig zu halten: und da das betreffende Stadium des *Amphioxus* wohl noch ein jüngeres voraussetzen lässt, in welchem die Leber eben erst entsteht, so nimmt er an, dass sie schon nach hinten gerückt sei, und kommt nun dazu, die vordersten neun Segmente des *Amphioxus* den Kopfsegmenten der Cranioten gleich zu setzen.

Ich discutire an dieser Stelle nicht den Werth der Argumente, deren sich Van Wijhe hier bedient — ich führe sie nur an, um zu betonen, dass dieser Forscher auch jetzt noch die Angaben seiner

älteren Arbeit für authentisch hält — freilich schränkt er sogar den Werth des N. vagus auf einen Complex von nur zwei dorsalen Nerven ein, und motivirt diese Einschränkung mit dem Hinweis auf *Amphioxus*.

Auch Goronowitsch begründet seine Auffassungen auf die von Van Wijhe, wie er glaubt, fest bewiesenen neun Metameren (wie er denn ausdrücklich l. c. pag. 519 erklärt, ihm sei das Fragezeichen unverständlich geblieben, mit dem ich Van Wijhe's Aufstellungen begleitet hätte). Goronowitsch schließt sich im Übrigen durchaus an Gegenbaur an; hält er doch sogar die Verhältnisse des Mandibularbogens für die »maßgebendsten« des gesammten Visceralbogen-Apparates (l. c. pag. 522) und erklärt die Trennung der Van Wijhe'schen Somite 2 und 3 für künstlich, wodurch denn freilich die Zahl der in die Bildung des Kopfes aufgegangenen Urwirbel noch weiter reducirt wird.

1. Die Myotom- oder Urwirbelbildung im Kopfe.

Bei einem Embryo von *Torpedo marmorata*, welcher 3 mm lang, ungefähr dem Stadium *F* Balfour's entspricht, findet sich das Folgende.

Am vordersten Körperende treffen Querschnitte auf die Kuppe des Medullarrohres, welche noch offen ist; die Bildung der Ganglienleiste hat gerade an der höchsten Stelle, dem späteren Mittelhirne, bereits begonnen. Einige Schnitte weiter rückwärts trifft man auf den noch weit offenen vorderen Neuroporus, der gerade zwischen der Ausbuchtung der späteren Augenblasen gelegen ist. Weiter abwärts ist der Neuroporus geschlossen, ehe noch die hintere Grenze der Augenausstülpung erreicht ist. Da trifft der Querschnitt auch die ersten Zellen des Mesoderms, und gleich darauf hört die Bildung der Ganglienleiste schon auf. Es folgen nun Querschnitte durch den Bezirk der späteren sog. prämandibularen Kopfhöhle, bald sieht man auch Zellen des vorgebeugten Chordatheiles, die tiefste Partie des Vorderhirns verschmilzt scheinbar mit den daran stoßenden Zellen des Entoderms, und an diesem Punkte scheinen auch die Mesodermzellen mit dem Entoderm in Contact zu stehen.

Man ist jetzt in der Gegend der späteren Mundöffnung. Die ventrale Entodermwand liegt hier auf größerer Strecke und mit breiter Fläche dem Ectoderm an. (Gewisse Eigenthümlichkeiten der Zellen beider Wandungen werden an anderer Stelle näher beleuchtet werden.) Diese Berührung des Entoderms mit dem Ectoderm geht ab-

wärts bis nahe an den Punkt, wo das Entoderm sich öffnet, um auf den Dotter überzugreifen.

Besondere Ausbuchtungen für die späteren Kiemenspalten sind noch nicht da, nur an zwei auf einander folgenden Stellen jederseits dehnt sich der Hohlraum des Vorderdarms in die Breite etwas mehr aus, Sagittalschnitte würden also an diesen Stellen die Entodermwand zuerst treffen; es sind das die Stellen, wo die Spritzloch- und die Hyoidspalte sich bilden werden.

Die Chorda liegt als nahezu runder Strang dem Entoderm an, von dem subchordalen Strange ist noch nichts zu sehen, eben so wenig Andeutungen von Aorten; zwischen dem Entoderm und den Seitenplatten liegen die ersten Gefäßbildungen, welche nach vorn bis über die Stelle hinaus sich verfolgen lassen, wo der Kopfdarm an das Vorderhirn stößt, und hinten bis zum noch nicht angelegten Herzen gehen.

Das Medullarrohr ist geschlossen bis zur Mitte des Körpers — immer abgesehen von dem vorderen Neuroporus und seiner benachbarten Mittelhirnpartie. Am hinteren Körperende ist es dagegen offen, und der ganze neurenterische Canal ist natürlich auch offen.

So ist der Embryo beschaffen, an welchem das Mesoderm folgende Structur hat, die auf Sagittalschnitten untersucht wurde.

Der Rumpf zeigt von dem Punkte an, wo das Mesoderm noch nicht segmentirt ist, bis zu dem Scheitelpunkt der hinteren der beiden Entodermausbuchtungen, also bis zur Hyoidspalte, vierzehn deutlich gebildete Myotome. Diese Myotome sind ziemlich gleich lang, aber von hinten nach vorn nehmen sie an Höhe ab, so dass die in der Nähe des Hyoid-Entodermsackes bedeutend niedriger sind, als die des eigentlichen Rumpfes. Die dorsale Grenzlinie der Myotome ist eine fast gerade Linie, jedes Myotom aber bildet eine leichte Convexität dorsalwärts. Die Urwirbelhöhle ist überall deutlich (Taf. 14 Fig. 1—7).

Ist es schon bemerkenswerth, dass diese vollkommen deutlichen und gleich langen Myotome bis auf die Querebene des Hyoidsackes sich nach vorn erstrecken, so ist noch um Vieles wichtiger, dass sie ununterbrochen weiter nach vorn ziehen, über die vordere, den Spritzlochsack repräsentirende Entodermpartie hinaus, dass sie dann einen Bogen parallel der vordersten Entodermkuppe machen, unter dem Vorder-

hirn an die Bauchseite fortziehen und sogar noch auf diese übergehen, so dass ihre obere Grenze eine Kreislinie bildet (Fig. 3—7).

Sind nun die Grenzlinien der einzelnen Myotome vor der Querebene, die durch den Hyoidsack geht, auch nicht ganz so deutlich, wie die hinter derselben liegenden, zumal da die vorderen Myotome sich unregelmäßig anordnen, so dass sie manchmal mehr neben als hinter einander liegen, so lässt sich doch ohne Schwierigkeit nachweisen, dass dieser vorderen Myotome wenigstens noch zehn vorhanden sind, wahrscheinlich aber mehr.

Rechnet man also noch zwei bis drei Myotome, die hinter dem Scheitelpunkt der Hyoidspalte liegen, und unter der späteren, jetzt aber noch nicht angelegten Ohrblase sich befinden würden, dazu, so ergiebt sich, **dass von der Glossopharyngeus-Region angefangen zwölf bis fünfzehn Myotome für den Vorderkopf sich nachweisen lassen!**

Diese Myotome besitzen alle von Anfang an ihre ventralen Abschnitte der Seitenplatten, welche das Kopfcoelom bilden, und aus denen später die sog. Kopfhöhlen sensu strictiori hervorgehen. Das Kopfcoelom steht bis in seine vorderste Partie mit dieser ursprünglichsten Seitenhöhle in ungebrochenem Zusammenhange, es fehlt also auch nicht dem vordersten Myotome an dem zugehörigen Abschnitte der Seitenplatten.

Während also der letzte Versuch das Kopfproblem der Wirbelthiere dahin zu lösen suchte, dass dem vor der Ohrblase gelegenen Theil die Segmentation überhaupt abgesprochen wird (Rabl, Theorie d. Mesoderms), während auf Grund der vortrefflichen Arbeit Van Wijhe's für den vor der Ohrblase gelegenen Theil des Kopfes vier Ursegmente ziemlich allgemein angenommen wurden, von denen freilich das vorderste, als vor dem Munde gelegen, keinen Antheil an der Bildung der ventralen Seitenplatten erhalten sollte, taucht endlich ein Bild auf, welches dem Vorderkopf ein Anrecht auf wenigstens zwölf, wahrscheinlich aber noch mehr Ursegmente, jedes mit dazu gehörigem Abschnitte der Seitenplatten vindicirt.

Die Aussichten und Einsichten, welche diese Thatsache eröffnet, sind so weitgreifend, dass kaum eine der bisher als gültig angesehenen Auffassungen des morphologischen Werthes der den Kopf zusammensetzenden Organe davon unberührt bleiben wird. Versuchen wir langsam und allmählich das Bild zu entrollen, welches

aus dem neu aufgefundenen Commentar für die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers sich ergeben muss.

Marshall und noch mehr Van Wijhe waren unzweifelhaft auf der richtigen Spur, als sie das Kopfmesoderm auf die in ihm enthaltenen Myotome prüften. Der Letztere aber ging vielleicht in der Herstellung von Sagittalschnitten nicht weit genug zurück und machte sich zu abhängig von der herrschenden Auffassung, als müssten die jetzt bestehenden Kiemenspalten und die Kopfnerven den ursprünglichen Metameren des Kopfes entsprechen. Gegen diese von Gegenbaur auf Grund vergleichend anatomischer Gesichtspunkte aufgestellte Anschauung hatte gleichzeitig mit mir auch Ahlborn einen kritisch sehr verständigen Aufsatz publicirt, mit dem ich mich schon in der 8. Studie (6. Bd. 1885 pag. 82 ff.) beschäftigt habe. Trotzdem ich Ahlborn durchaus Recht geben musste in der gegen Gegenbaur gerichteten Behauptung, dass die thatsächlich vorhandene Branchiomerie der Selachier und Cyclostomen nicht mit der Mesomerie des Kopfes sich decke[1], so konnte ich doch mit den weitergehenden Folgerungen dieses Autors, der leider der Morphologie den Rücken gewandt hat, nicht übereinstimmen und erklärte mich damals nachdrücklich gegen die auch von Ahlborn acceptirten neun Kopfsegmente Van Wijhe's. Es möge erlaubt sein, auch diese Stelle hier zu wiederholen (l. c. pag. 84).

»— Aber hat Dr. Ahlborn nicht daran gedacht, dass, wenn es schwierig ist, bei den Amphibien Segmentgrenzen nachzuweisen, ähnliche Schwierigkeiten auch bei den Selachiern bestehen könnten? Was verpflichtet die Selachier, die definitive Segmentzahl des Wirbelthierkopfes in aller Reinheit uns zu übermitteln? Wenn die Amphibien sechs Segmente zu einem haben reduciren gekonnt, oder wenigstens dies so scheinbar machen, dass ein Beobachter wie Götte sie positiv als nur ein Segment beschreibt, warum können nicht auch bei den neun Segmenten der Selachier solche Zusammenziehungen stattgefunden haben, welche unseren bisherigen Beobachtungen und Berechnungen entgangen sind? Ich meinerseits bin positiv davon überzeugt, dass solche Reductionen auch bei Selachiern sich zeigen, und nehme nicht den geringsten Anstand, bei

[1] Auch in seiner Antikritik Ahlborn's hält Gegenbaur an dieser Auffassung fest: »Nach meiner Deutung des Kopfes der Wirbelthiere ist derselbe aus einem metameren Zustande hervorgegangen, und diese Metamerie ist dorsal verschwunden, ventral aber an dem Kiemenapparate erhalten geblieben.« (Metamerie d. Kopfes etc. pag. 28.)

meinen eigenen Versuchen der Lösung dieser Fundamentalfragen, die Selachier nur als den relativen Ausgangspunkt zu betrachten und in ihnen schon nach Anzeichen einer viel bedeutenderen Gliederung zu suchen, als sie uns in den Spaltungen des Kopfmesoderms gegeben sind.«

Dass diese gegen Ahlborn gerichteten Einwürfe zu Recht bestanden und dass der Standpunkt, von dem aus ich sie entwickelt hatte, der richtige war, ist nun hier erwiesen, und die mannigfachen Versuche Gegenbaur's (Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes etc. in: Morph. Jahrb. 13. Bd. 1887 pag. 1ff.), meine Forschungen, sei es in ihrer thatsächlichen Grundlage, sei es in ihrer logisch-speculativen Durchführung und Ausbeutung als phantastisch und werthlos hinzustellen und sie vor einem mit dem Detail dieser überaus schwierigen Fragen nicht immer hinreichend vertrauten wissenschaftlichen Publicum lächerlich zu machen, erhalten nun in dieser Studie die ihnen gebührende Antwort.

Van Wijhe hatte den Urzustand der Kopfmetameren in einem Stadium der Embryonalentwicklung zu finden geglaubt, in welchem bereits jene Zusammenziehungen der Myotome so weit durchgeführt waren, dass sie, zumal auf dem von ihm eingenommenen Standpunkt, vielleicht nicht mehr als solche gemuthmaßt werden konnten: seine Abbildung (»Über die Mesodermsegmente« etc. Taf. 1 Fig. 1) veranschaulicht einen Embryo aus dem Stadium *I—K* von Balfour, während die meinige (Taf. 14) das Stadium *F* Balfour's wiedergiebt.

Der Unterschied beider Stadien besteht darin, dass, wo Van Wijhe sein erstes Myotom zeichnet, der von mir untersuchte Embryo wenigstens vier Myotome zeigt. Van Wijhe's Mandibular-Segment repräsentiren bei meinem Embryo drei Myotome, Van Wijhe's Hyoid-Segment drei Myotome, und sein viertes Segment besteht bei meinem Embryo aus zwei bis drei Segmenten.

Schon in Balfour's Stadium *G* sind die Verschmelzungen der 15 Myotome sehr beträchtlich, und je weiter sich der Embryo entwickelt und auf die definitive Gestalt hinarbeitet, um so mehr verwischen sich die Grenzen der ursprünglichen Metamere und passen sich der durch die Ausbildung der jetzigen Kiemenspalten bedingten secundären Gliederung des Kopfes an.

Es ist nun schon von dem ersten Entdecker des Kopfcoeloms, von Balfour, mit allem Nachdruck darauf hingewiesen worden, dass ein Zerfall dieses Coeloms in einzelne von einander getrennte Bildungen, die Kopfhöhlen, durch das Vordringen der Kiemensäcke

resp. durch die schließliche Bildung der Kiemenspalten hervorgebracht wird. Die zwischen den einzelnen Kiemenspalten erhaltenen und mit dem Pericard anfänglich in offenem Zusammenhang gebliebenen Partien der Seitenplatten wurden als die wahren Repräsentanten der Segmentation des Kopfcoeloms betrachtet.

Wie wenig dies den wirklichen Thatsachen der Metamerie des Kopfcoeloms entspricht, ist jetzt ersichtlich, denn auf die zwei vordersten Kiemenpaare kommen mindestens zehn Myotome resp. ihnen zugehörige Gebiete der Seitenplatten.

Es wäre nun zunächst zu untersuchen, ob die hinteren Kiemenspalten, welche wirklich als solche angelegt und ausgebildet werden, also die zum Glossopharyngeus und Vagus gehörigen, rein segmental sich anlegen, d. h. mit den Myotomen correspondiren, unter denen sie entstehen. Dass dies Verhältnis sich von einer anderen Seite complicirt, durch das Zugrundegehen hinterster Kiemenspalten, wodurch Verschiebung der Lagerung der vordersten Rumpfcomponenten in mehr als einer Richtung erfolgt, soll an anderer Stelle erwogen werden: hier ist nur Gewicht darauf zu legen, dass anscheinend — ich bleibe ausdrücklich bei dieser Reserve — die Branchiomerie im Hinterkopf mit der Myomerie zusammenfällt[1]. Da es aber unzweifelhaft ist, dass die gegenseitige Lagerung der Branchiomeren, Myomeren, Neuromeren etc. von ihrem ersten Auftreten an die allergrößten Verschiebungen erleidet, so wird es schwer sein, für die Feststellung der topographischen Anfangsbeziehungen dieser Organsysteme überhaupt irgend ein sicheres Kriterium aufzufinden, und wir werden vielleicht nur erschließen können, bis zu welchem Grade von Anfang an Myomerie und Branchiomerie sich gedeckt haben. Nur das steht schon jetzt fest, dass im Vorderkopf beide Segmentationen, so weit der gegenwärtige Zustand in Frage kommt, die denkbar größte Incongruenz aufweisen und dazu auffordern, das Zustandekommen dieser Incongruenz auf dem Wege phylogenetischer Forschung erklärlich zu machen. Welcher Weg da allein zum Ziele führt, das habe ich bereits in dem »Ursprung der Wirbelthiere« und an vielen Stellen der »Studien zur Urgeschichte« ausgesprochen.

[1] Aus nicht hinreichend abgeschlossenen Beobachtungen werde ich zur Annahme geleitet, dass auch hinter der Ohrblase Somitenverschmelzung stattfindet, und dass bei den einzelnen Selachiern in dieser Beziehung Verschiedenheiten existiren. Nur durch das Studium eines sehr ausgedehnten Vergleichungsmateriales wird sich auch hierüber annähernde Gewissheit erreichen lassen.

Gegen diese meine Versuche, das »Kopfproblem« zu lösen, hat sich Gegenbaur in dem bereits angeführten Aufsatz »Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes« gewandt. Haben sich nun auch schon die gleichfalls von Gegenbaur angegriffenen Froriep, Van Wijhe u. A. z. Th. recht ausführlich und wirkungsvoll — so vor Allen Froriep in seinen »Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes« (Anat. Anz. 1. Jahrg. 1887 pag. 815—835) — vertheidigt, so bleibt mir doch nicht erspart, auch meinerseits theils die Argumente selber zu widerlegen, theils die Art und Weise in das richtige Licht zu stellen, in der Gegenbaur sich für berechtigt hält, mir entgegenzutreten, zumal ich die volle Verantwortlichkeit für die mir Schuld gegebenen Verbrechen heute ebenso wie früher zu tragen sehr bereit bin. Ganz besonders beschuldigt werde ich aber als Urheber der »beachtenswerthen Erscheinung, dass allerwärts nach Kiementaschen gesucht wird und die heterogensten Bildungen mit mehr oder weniger Aufwand von Mühe für solche ausgegeben werden, während doch selbst von einer siebenten oder einer achten Kiementasche, die bei den Notidaniden noch besteht, so gut wie nichts mehr sich wiederholt[1]. Die Erwägung, dass beide Kiementaschen bei den übrigen Selachiern verschwunden sind, dass jedenfalls von der letzten keine Spur [?] mehr, selbst in der Ontogenese angedeutet wird, hätte bei dem Suchen nach Kiementaschen, die einem unendlich viel weiter zurückliegenden Zustande angehört haben sollten, zu einiger Vorsicht mahnen müssen. Man suchte in der Ontogenese nach Zeugnissen für die ‚Urgeschichte' der Kiemen, während selbst die geschichtlichen Documente für jene Organe außerordentlich dürftig sind«.

Gegenbaur glaubt gewiss, ein Wunder wie scharfsinniges Argument in diesen Erörterungen gegeben zu haben, übersieht aber, dass es gerade das Gegentheil von dem erweist, wozu er es benutzt. Gerade weil eine entodermale Kiemensackbildung so leicht rückgebildet wird oder mit einer davor oder dahinter liegenden verschmelzen kann, habe ich auf die embryonale Gestaltung der Blutgefäße, der Muskeln, der Knorpel, der Nerven, kurz aller Organsphären so hohen Werth gelegt und aus ihrer Configuration zu erschließen gesucht, dass außer den wirklich zur Ausbildung

[1] In der 1. Studie habe ich ausdrücklich erwähnt, dass bei *Belone* sieben Kiemensäcke angelegt werden.

gelangenden Kiemenspalten noch viel mehr bestanden haben müssen, zumal am Vorderkopf — und ich denke den Beweis nicht schuldig bleiben zu brauchen, dass ich Recht hatte und dass GEGENBAUR in mehr als einer Beziehung besser gethan hätte, jenen Aufsatz ungeschrieben zu lassen.

Die Führung dieses Beweises werde ich in einer Reihe weiterer Studien antreten, deren erste die Entwicklung der Ganglienleiste, der Nervenwurzeln, der Kopfganglien, der Schleimcanäle und der Seitenlinie enthalten soll. Diese Studie ist nahezu beendet, erfordert aber eine so große Zahl von Abbildungen, dass ihr Erscheinen noch längere Zeit auf sich warten lassen wird. An sie soll sich eine fernere Studie anschließen, welche die Anlage und Ausbildung des Mesoderms im Vorderkopf erörtert und eingehend die beträchtlichen Verschiedenheiten darlegt, welche bei den einzelnen zu meiner Verfügung stehenden Selachiern in der Bildung und Umbildung der vordersten Kopfhöhlen stattfinden. Man wird daraus erkennen, wie complicirt die Vorgänge sind, die zur Bildung der Kiemen- und Kiefermuskulatur und vor Allem zur Herstellung der Augenmuskeln führen, und welcher kritischen Umsicht es bedarf, sie morphologisch richtig zu deuten. Als dritte grundlegende Studie sollen dann die Gefäße des Vorderkopfes behandelt und dabei endlich das Gewirr von Lacunen einer systematischen Untersuchung unterworfen werden, aus welcher hervorgehen wird, von wie hoher phylogenetischer Bedeutung sie sind. Erst nachdem diese drei Organsphären neu behandelt sind, wird das Entoderm des Vorderkopfes mit Aussicht auf Erfolg angegriffen werden können zur Feststellung der Bildungen, Umbildungen und Rückbildungen der ursprünglich vorhandenen Kiemensäcke.

Ehe ich mich aber an diese umfangreiche Aufgabe im Detail mache, will ich an dieser Stelle auf einige fundamentale Folgerungen vorläufig eingehen, welche aus der Entdeckung der beträchtlichen Zahl von Myotomen im Vorderkopfe erwachsen.

Es steht wohl fest, dass diese Myotome durchaus gleichwerthig den Myotomen des Rumpfes gedacht werden müssen; es ist deshalb die Folgerung auch nicht abzuweisen, dass den Myotomen des Kopfes ebenso wie den Myotomen des Rumpfes dieselben nervösen Apparate zugesprochen werden müssen, zunächst also: ein Paar motorischer Nerven und ein Paar Ganglien und sensibler Nerven. Wo sind dieselben? Sind sie überhaupt noch da? sind sie verändert? sind

sie zu Grunde gegangen? Auf diese Fragen soll der nächste Abschnitt eine vorläufige Antwort geben.

2. Bemerkungen über die Metamerie der motorischen Kopfnerven.

Am Kopfe existiren zweierlei Arten motorischer Nerven: diejenigen, welche zu den Kiemen- und Kiefermuskeln sich begeben, und die Augenmuskelnerven. Den Hypoglossus rechne ich an dieser Stelle nicht zu den Kopfnerven: ich habe erst kürzlich (Anat. Anz. 5. Jahrg. 1890 pag. 80 ff.) ausgesprochen, wie es sich mit ihm verhält, und gedenke an anderer Stelle noch ausführlicher darauf zurückzukommen. Er ist der vorderste Repräsentant der Spinalnerven im eigentlichen Sinne, und kann uns hier höchstens als Paradigma interessiren.

Jene beiden Arten motorischer Kopfnerven sind von einander unterschieden sowohl was ihren Ursprung, als auch ihren Verlauf und ihre Verbreitung betrifft. Die motorischen Ganglionnerven entspringen aus Zellen des sog. Seitenhorns, einer Ganglienzellschicht, welche im Nachhirne dorsal von den Zellen des Vorderhornes, aber in nahem Contact mit ihnen liegt. Die von ihnen ausgehenden Fasern nehmen ihren Verlauf in geschwungenem Bogen dorsalwärts, durchziehen die Seitenschichten des Nachhirns und treten in Bündeln vereinigt an der Stelle aus, wo die Ganglienplatten des Vagus-Glossopharyngeus, des Facialis-Acusticus und des Trigeminus-Ciliaris dem Medullarrohre sich anlagern. Die Art und Weise dieses Austritts werde ich gleichfalls an anderer Stelle schildern, die bezüglichen Untersuchungen sind abgeschlossen für alle in Frage stehenden Theile: hier will ich nur hervorheben, dass diese motorischen Ganglionnerven die ersten Wurzelbildungen sind, welche an Kopfnerven auftreten. Diese Nerven treten ganz nackt, als glänzende Bündel von Nervenfasern aus dem Medullarrohre aus, zunächst nach oben gerichtet, biegen aber gleich um und senken sich an der Hinterseite in die Ganglienplatten ein, an denen sie sofort abwärts verlaufen und sich dabei an die gleichfalls in Bildung begriffenen peripherischen sensiblen Ganglienfasern anlagern, so weit diese ventralwärts gehen, dann aber isolirt weiter laufen an die zugehörigen Wandungen der ventralen Theile der Kopfhöhlen, d. h. an die spätere Kiefer- und Kiemenmusculatur, an welcher sie endigen.

Die Augenmuskelnerven andererseits entspringen aus Zellen

des Vorderhorns, wenigstens ist das mit Sicherheit vom Abducens und Oculomotorius zu behaupten, deren Ursprung bei Selachiern mit Leichtigkeit zu verfolgen ist, sobald man einmal mit dem Object vertraut ist. Immerhin ist eine gewisse Verschiedenheit in der Ursprungsweise und der Ursprungszeit zwischen diesen beiden Nerven und den motorischen Spinalnerven wenigstens bei den Selachiern zu beobachten. Sie entstehen beträchtlich später als die Spinalnerven, und während diese als mehr oder weniger breite plasmatische Platten aus dem Medullarrohre hervorquellen und sich als solche an die zugehörigen Stellen der Myotomwandung anlegen — vgl. 13. Studie pag. 449 — um erst allmählich zu Nervenfasern sich umzubilden[1], entspringen Abducens und Oculomotorius mit einer Reihe discreter Wurzelfasern, welche nicht als plasmatische Ausflüsse in die Erscheinung treten, sondern offenbar bereits höhere Differenzirung erlangt haben und in mehr definitiver Gestalt den Verband des Medullarrohres verlassen.

An dieser Ursprungsweise ist ganz besonders bemerkenswerth, dass der Bezirk des Medullarrohres, aus welchem die Wurzelfasern zunächst des Abducens hervorsprossen, ein so beträchtlicher ist, dass er ausreichen würde, um 3—4 Spinalnerven aus sich hervorgehen zu lassen. Es ist ferner bemerkenswerth, dass die Wurzelfasern bei ihrem ersten Hervorsprossen analwärts gerichtet sind, gerade wie motorische Spinalnerven, und dass erst nach einem gewissen Verlauf in dieser Richtung die sämmtlichen Wurzelfasern — ich zähle meist jederseits sieben — zu einem nach vorn gerichteten gemeinsamen Nervenstamm zusammenfließen, welcher dann in dem M. rectus externus seine Endausbreitung findet.

Der Oculomotorius seinerseits entspringt gleichfalls mit einer von 4—7 schwankenden Zahl einzelner Wurzelfasern, deren Ursprungsbezirk im Vorderhorn sich noch weiter ausdehnt, als der des Abducens. Und dabei muss in Rechnung gezogen werden, dass dieser Ursprungsbezirk durch die Kopfbeuge noch wesentlich zusammengedrängt ist. Würde man das Medullarrohr an dieser Stelle strecken, so würde der Wurzelbezirk noch beträchtlich größer ausfallen.

Es ist bekannt, dass der Oculomotorius die sämmtlichen aus der

[1] Es bestehen zwischen His und mir über diese Vorgänge verschiedene Auffassungen. Ich habe die Materialien in Händen, um bei nächster Gelegenheit darauf zurückzukommen.

bisher sog. ersten, d. h. prämandibularen Kopfhöhle stammenden Augenmuskelnerven innervirt, also den M. rectus internus, rectus superior und inferior und obliquus inferior.

Wir haben nun oben gesehen, dass die dritte Kopfhöhle Van Wijhe's aus einem Multiplum von Myotomen hervorgeht, wir wissen, dass aus ihr der M. rectus externus entsteht, wir wissen ferner, dass dieser Muskel vom Abducens innervirt wird, wir erfahren schließlich, dass dieser Nerv aus einer beträchtlichen Anzahl von Wurzelfasern, die aus einem beträchtlichen Bezirk des Vorderhornes isolirt hervorgehen, gebildet wird — **wir sind mithin vollkommen berechtigt, den N. abducens als ein Multiplum von Nerven anzusehen, welche mit den motorischen Spinalnerven durchaus homodynam sind**[1].

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich fast von selbst, dass auch der Oculomotorius als ein Multiplum vorderster, den motorischen Spinalnerven homodynamer Nerven zu betrachten ist[2].

Ich besitze ziemlich zahlreiche Notizen zur vollständigen Entwicklungsgeschichte dieses Nerven, bin aber nur im Stande, bei der Massenhaftigkeit des auch auf anderen Gebieten dieses großen Gesammtproblems mir zuströmenden Materiales, sehr allmählich die einzelnen Abschnitte für die Publication reif zu machen. Und dass zur Lösung des großen Problems eben gleichzeitig an alle Organsysteme Hand angelegt werden musste, das wird wohl die vorlie-

---

[1] Es ist lehrreich hier zu citiren, was Gegenbaur (l. c. p. 55) als seine Einsicht in diese Verhältnisse zu erkennen giebt: »Für den Ursprung des Abducens darf wohl hervorgehoben werden, dass er aus mehrfachen Wurzeln sich zusammensetzt. Sowohl Marshall als auch dieser und Spencer beschreiben das. Es ist desshalb wichtig, weil es einen Beweis dafür abgiebt, dass solche auch bei der Anlage des Nerven vorhandene mehrfache Wurzelbündel an sich noch nicht zur Begründung einer Polymerie des gesammten Nerven verwerthet werden können. Denn das steht doch außer Zweifel, dass es sich beim Abducens nicht um ein Multiplum von Nerven handeln kann.«

[2] Gegenbaur fasst l. c. pag. 49 sein Urtheil in folgende Worte: »Die bisherigen Erfahrungen haben also am Oculomotorius keine Eigenschaften dargethan, die ihn als metameren Nerven erwiesen, wenn man von solchen jene Eigenschaften verlangt, wie sie den hinteren Kopfnerven zukommen. Alles was man zu Gunsten des Oculomotorius als eines metameren Nerven sagen kann, ist seine Zugehörigkeit zum ersten Somit, welches aber selbst wieder kein vollständiges Kopfmetamer vorstellt.«

gende Studie mehr als alles Andere ergeben. Desshalb bin ich gezwungen, so oft auf unpublicirte Untersuchungen zu verweisen.

Es wird aber dadurch nur um so interessanter zu constatiren, von welchen Zellen des Vorderhorns seine am weitesten nach vorn gelegenen Wurzelfasern entspringen, denn diese werden zunächst als die vorderste Grenze der gesammten motorischen Spinalnerven zu betrachten sein, welche am Wirbelthierkörper auftreten. Und diese vordersten Vorderhornganglienzellen liegen in derselben Ebene, welche ein Querschnitt durch die Längsachse des Gehirns trifft, der eben sowohl die Anlage der Epiphyse wie die des Infundibulums vor sich liegen lässt. Von dort bis rückwärts an die Grenze des Hinterhirngebietes, also fast durch die gesammte Grundplatte des Mittelhirns, strömen die Fasern zusammen, welche den mächtigen Stamm des Oculomotorius bilden[1].

Das Quantum der Wurzelfasern, zumal bei *Mustelus*-Embryonen, ist so groß, dass man leicht begreift, wie der Oculomotorius einstmals dazu ausgereicht haben muss, eine sehr beträchtliche Zahl von Myotomen zu versorgen, und dass man sich des Verdachtes nicht entschlagen kann, es möchten ursprünglich noch mehr Myotome bestanden haben, als selbst der hier zu Grunde liegende Fund erweist.

Die Erörterung des Verbreitungsbezirkes des Oculomotorius will ich an dieser Stelle nicht unternehmen, ihr gebührt ein besonderer Abschnitt, da sich sehr wichtige Folgerungen daran knüpfen.

Es bleibt nun der dritte der Augenmuskelnerven, der Trochlearis, übrig. Ich befinde mich leider noch nicht im Klaren über die Auffassung, die dieser Nerv zu erfahren hat. Man muss sich nämlich fragen, welche phylogenetischen Verhältnisse ihn genöthigt haben, gegenüber seinen Genossen, Abducens und Oculomotorius, einen so abweichenden Verlauf von seinem Wurzelgebiet zur Austrittsstelle an der höchsten dorsalen Partie des Medullarrohres zu nehmen. Es ist nicht schwer, das Verbreitungsgebiet des Abducens mit seinem Wurzelgebiet dadurch in phylogenetischen Zusammenhang zu bringen, dass man die Verschmelzung und Vorwärtsbewegung der gesammten Myotome, aus denen der M. rectus externus hervorgeht, annimmt; sieht man sie doch wirklich vor sich gehen;

[1] Ich will an dieser Stelle des Umstandes Erwähnung thun, dass ich an der Basis des Hinterhirns, wo es in das Mittelhirn hinüberreicht, in gewissen Stadien bei *Mustelus*-Embryonen eine auffallend regelmäßige, segmentartige Einschnittbildung constatiren konnte, die vielleicht nicht zufällig ist.

es gelingt auch bei sehr genauer Beobachtung der Differenzirung der sog. prämandibularen Kopfhöhle die Vereinigung und Verbreitung der verschiedenen Componenten des Oculomotorius begreifbar zu machen. Es ist aber kein Grund zu erkennen, der den Trochlearis, sei er nun einem Simplex oder einem Complex verschiedener vorderer Spinalnerven gleich zu achten, gezwungen haben könnte, statt wie seine beiden Kameraden an der Basis des Hirnrohres auszutreten und in ähnlichem Verlaufe wie der Oculomotorius an seinen M. obliquus superior zu treten, vielmehr innerhalb der Mantelschicht des Isthmus dorsalwärts seine Fasern aufsteigen zu lassen und an der höchsten Peripherie in spitzem Winkel auszutreten, um nun wieder in weitem Bogen abwärts an seinen Endbezirk zu gelangen. Dieser Faserverlauf im Inneren des Hirnrohres, der Austritt an seiner dorsalsten Grenze ist es, der es schwierig macht, in dem Trochlearis einen oder mehrere vordere Spinalnerven erkennen zu wollen, und eher darauf verweist, in ihm einen den motorischen Theilen des Trigeminus, Facialis oder Vagus homodynamen Nerven zu erblicken. Die Zellen, aus denen er seinen Ursprung nimmt, müssten dann als Theile nicht des Vorderhornes, sondern des Seitenhornes angesehen werden, und da er, wie ich an anderer Stelle (Anat. Anz. 5. Jahrg. 1890 pag. 61) dargelegt habe, sehr oft mit den letzten Resten eines vordersten Hirnganglions[1] in Contact gefunden wird, so könnte auch dieser Umstand für eine solche Auffassung verwerthet werden. Einer derartigen Deutung entgegen steht aber der Umstand, dass des Trochlearis Verbreitungsbezirk eben der M. obliquus superior ist, welcher aus einer sehr dorsal gelegenen Partie der bisher sog. 2. oder mandibularen Kopfhöhle hervorgeht. Nach der Van Wijhe'schen Auffassung müsste gerade dieses Product der mandibularen Kopfhöhle ihrem Myotomtheile angehören, also auch von einem aus dem Vorderhorn entspringenden Nerven innervirt werden.

Aber vielleicht ergiebt ein sorgfältiges, auf lückenlose Schnittserien gestütztes Studium der Entwicklungs- und Umwandlungsgeschichte der vordersten Mesodermsegmente doch noch, dass diejenige

[1] Dies Ganglion ist auch von Hoffmann bei Reptilien aufgefunden worden, wie ich erst bei der Correctur dieser Studie bemerkt habe (Siehe »Über d. Metamerie d. Nachhirns u. Hinterhirns etc. in: Z. Anzeiger 12. Jahrg. 1889 pag. 338). Den Folgerungen, welche Hoffmann an seinen Befund knüpft, kann ich, besonders was die Beziehungen zur Epiphysis resp. dem Parietalauge angeht, in keiner Weise mich anschließen.

Partie der Wandung der mandibularen Kopfhöhle, aus welcher der M. obliquus superior hervorgeht, entweder gar nicht oder nicht ausschließlich aus Zellmaterial der Myotome, sondern der ihnen zugehörigen ventralen Coelomwandungen aufgebaut wird — dann würde in der That der Trochlearis den motorischen Kiefer- und Kiemennerven homodynam sein, nicht dem Abducens und Oculomotorius, und dann würde sein Verlauf im Inneren des Hirnrohres und sein dorsaler Austritt eben so wie seine Verbindung mit einem vordersten rudimentären Hirnganglion verständlich sein.

Ich kann momentan keine Antwort für diese Alternative geben, möchte aber doch glauben, schon in ihrer Aufstellung einen besseren Boden für die Anbahnung eines morphologischen Verständnisses dieses merkwürdigen und durch sein Chiasma noch merkwürdiger gemachten Nerven hergestellt zu haben.

Mag nun aber auch der morphologische Werth des Trochlearis noch zweifelhaft sein, so reichen doch Abducens und Oculomotorius durch ihre Wurzelbildung hin, um das Material an motorischen, den unteren Spinalnerven homodynamen Nerven zur Versorgung der neu entdeckten großen Zahl vorderster Myotome zu liefern, welche dadurch auf das Niveau von Rumpfmyotomen gebracht werden.

Wie steht es nun aber mit der metamerischen Anordnung der zweiten Klasse motorischer Hirnnerven, derjenigen, welche die Kiefer- und Kiemenmuskulatur versorgen und aus den Zellen des sog. Seitenhornes hervorgehen? War einmal der ganze Kopf in lauter rumpfähnlichen Metameren constituirt, so müssen auch alle Metameren von Hause aus ähnliche wenn nicht gleiche Componenten besessen haben, und diese Componenten müssen noch jetzt nachweisbar sein, entweder in Umwandlungen oder in Verbindungen oder schließlich in rudimentären Bildungen. Die motorischen Fasern des Seitenhorns existiren an dem gegenwärtigen Selachierkopf in gewaltiger Ausbildung — wie existirten sie, als dieser Kopf noch aus seinen Urmyotomen und dazu gehörigen ventralen Coelompartien bestand?

Erwägen wir zunächst den Thatbestand.

Über Ursprung und Verlauf der motorischen Ganglien- oder Seitenhornfasern habe ich oben einige allgemeinere Bemerkungen gemacht. Ich will nun dazu übergehen, einige wichtige Details zu erörtern.

Betrachten wir die drei großen Ganglienplatten des Gehirns,

also die des Vagus-Glossopharyngeus, des Facialis-Acusticus und des Trigeminus-Ciliaris, in dem Stadium, in welchem die motorischen Fasern bereits in sie eingetreten sind, so bemerken wir, dass das Wurzelgebiet dieser Fasern, also die Ausdehnung der Seitenhornbezirke, aus denen sie hervorgehen, in allen drei Fällen beträchtlich größer ist, als die Länge der Ganglienplatten, in welche sie eintreten. Dies ergiebt sich aus der Richtung, in welcher die Fasern in jede der Platten eintreten. Diese Richtung ist nämlich eine um so schrägere, je weiter nach vorn oder nach hinten die Fasern gelegen sind. Während z. B. die mittleren Fasern in die Vagusplatte beinahe in derselben Querebene eintreten, in der ihre Ursprungszellen im Seitenhorn gelegen sind, machen die vorderen Fasern ihren Weg von vorn nach hinten, die hinteren aber treten aus einer weit zurückgelegenen Partie des Seitenhorns in die Platte ein, und die hintersten durchlaufen sogar eine durchaus schräge Bahn in der Mantelschicht des Nachhirns, um bis an den Hinterrand der Vagusplatte zu gelangen. Dabei darf denn freilich nicht übersehen werden, dass die hintersten Kiemenspalten bei allen Selachiern mit Ausnahme der Notidaniden nicht mehr ausgebildet werden, die für sie bestimmten Seitenhornnerven also eine andere Verwendung finden und wahrscheinlich noch in die Vagusplatte einmünden.

Noch stärker ist diese Convergenz der motorischen Fasern bei ihrem Eintritt in die Facialis- und Trigeminusplatten, wo die Wurzelbezirke weit von den Austrittstellen entfernt liegen.

Es scheint klar, dass dies kein ursprüngliches Verhältnis sein kann. Von Hause aus traten die Seitenhornfasern sicherlich in derselben Querebene aus, in der ihre Ursprungszellen liegen, und gesellten sich denjenigen Ganglienpartien bei, welche ebenfalls zu dem Metamere gehörten, dessen parietale Wandungen von den Seitenhornfasern innervirt wurden. Wie es freilich geschehen konnte, dass überhaupt motorische Fasern sich an die Ganglienplatten begaben und, um an die parietalen Seitenplatten zu gelangen, erst im Medullarrohr dorsalwärts in die Höhe stiegen, das berührt Gebiete und Probleme, die ich an dieser Stelle überhaupt nicht erörtern möchte. Nur das soll hier betont werden, dass diese Fasern sicherlich von Hause aus ebenso segmental verliefen, wie die Spinalnerven und wie die Fasern des Abducens und des Oculomotorius, als sie noch nicht Multipla waren, sondern als einzelne Nerven an die ihnen zugehörigen Myotome sich begaben — also zu einer Zeit, als diese Myotome noch nicht zu einheitlichen Augenmuskeln verschmolzen waren.

Nun sehen wir bei der Vagusplatte noch am besten, wie die Seitenhornfasern sich auch noch innerhalb der Platte fortdauernd convergirend verhalten, bis sie an den Isthmus gelangen, von dem aus die einzelnen Glossopharyngeus- und Vagusabschnitte ihre definitive peripherische Verbreitung an die jedem zugehörigen Kiemenmuskulatur beginnen. Von da an weichen die motorischen Fasern wieder aus einander und innerviren je eine segmentale Partie der Seitenplatten.

Wenn dies bei der Vagusplatte noch stattfindet, so haben wir allen Grund anzunehmen, dass es auch bei den vorderen Platten so gewesen ist. Ich habe nun schon oben ausgesprochen, dass ich nach bisherigen Wahrnehmungen die hinter der Ohrblase liegenden Kiemen als den Ursegmenten mehr oder weniger entsprechend anzusehen geneigt bin, dass aber vor der Ohrblase eine außerordentliche Incongruenz zwischen Branchiomerie und ursprünglicher Myomerie stattfindet. Und wie die Augenmuskelnerven noch durch ihre Wurzelbildung zu erkennen geben, dass sie von Hause aus der ursprünglichen Myomerie sich anschlossen, so darf man wohl auch in der ungewöhnlichen Convergenz der motorischen Seitenhornfasern des Facialis und des Trigeminus die Anzeichen davon erblicken, dass auch sie, so wie sie jetzt nur den R. hyoideus Facialis und den R. maxillaris inferior des Trigeminus mit Fasern versorgen, ursprünglich wahrscheinlich auch an all die anderen sensiblen Nerven, die ihren Ursprung aus den Ganglienplatten des Facialis und Trigeminus herleiten, motorische Fasern gelangen ließen, zur Innervation derjenigen Abschnitte der Seitenplatten, welche jetzt theils in die Hyoid- und Mandibularhöhle zusammengefasst, theils abortirt sind. Wir werden uns also zu denken haben, dass den Ästen des Facialis, welche als mandibularis externus, als buccalis und als ophthalmicus superficialis bekannt sind, ebenso wie dem Acusticus möglicherweise motorische Fasern zukamen, welche Kiemenmuskulatur innervirten, die jetzt theils in der Hyoidhöhle steckt, theils völlig zu Grunde gegangen ist. Ebenso werden wir die Möglichkeit, ja die Wahrscheinlichkeit ins Auge fassen müssen, dass auch dem R. maxillaris superior und dem N. ophthalmicus profundus sowie dem R. ophthalmicus superficialis portio Trigemini motorische Fasern beigemischt waren, welche jetzt zum Theil in dem R. maxillaris inferior enthalten, theils völlig abortirt sind. Dass diese Annahmen nicht in der Luft schweben, werde ich erweisen, sobald ich das Zustandekommen der Hyoid- und Mandibular-Kopfhöhle Schritt für Schritt darstellen

und den Nachweis liefern werde, dass sie Multipla von primitiven Segmenten der Seitenplatten bilden, deren dorsale Partien, eben die jetzt nachgewiesenen zahlreichen Myotome des Vorderkopfes, zu den Augenmuskeln verschmolzen sind.

Wie wir also dazu berechtigt waren, den Abducens und Oculomotorius als Multipla motorischer Spinalnerven hinzustellen, so bestehen zahlreiche Argumente, den N. maxillaris inferior und hyoideo-facialis als Multipla motorischer Seitenhornnerven anzusehen.

Auf die Frage, wesshalb die motorischen Seitenhornnerven auf den Kopf beschränkt sind und kein Homologon am Rumpfe finden, eine Frage, die ebenso wichtig ist, wie sie nahe liegt, werde ich weiter unten eingehen, nachdem ich vorher über die sensiblen Kopfnerven gesprochen habe.

3. Bemerkungen über die Metamerie der sensiblen Kopfnerven.

Da ich in der oben erwähnten späteren »Studie« die Bildung des Medullarrohres und der Ganglienleiste im Detail darstellen werde, so kann ich mich an dieser Stelle darauf beschränken, nur diejenigen Facta anzuführen, welche wohl geeignet sind, neues und unerwartetes Licht auf die Metamerie der Hirnganglien und die von ihnen ausgehenden sensiblen Nerven zu werfen.

Es ist bereits im Jahre 1878 durch Milnes Marshall (Development of Cranial Nerves in the Chick. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18 pag. 12 ff.) der Nachweis geführt worden, dass der vorderste Abschnitt der Ganglienleiste auf der Höhe eines Querschnittes beginnt, welcher durch den vorderen Theil der Augenblasenausstülpung geführt ist (l. c. Taf. 2 Fig. 6). Das gleiche Verhalten ist für die Selachier von Van Wijhe constatirt worden (l. c. pag. 18).

Aber Marshall begnügte sich nicht mit dem thatsächlichen Befund, sondern knüpfte an denselben Erwägungen über die Bedeutung dieser vordersten Partie der Ganglienleiste, welche wohl ein besseres Schicksal verdient hätten, als in den bethlehemitischen Hypothesen-Kindermord einbegriffen zu werden, mit dem Gegenbaur seine Competenz zur Bewältigung des Kopfproblems von Neuem festzustellen suchte (vgl. Gegenbaur l. c. pag. 38 ff.)

Marshall hatte den sehr richtigen Gedanken, dass dieser vorderste Theil der Ganglienleiste von Anfang an nur dazu bestimmt sein konnte, aus sich Ganglien und Nerven hervorgehen zu lassen,

ebenso wie der übrige Theil. Wenn man erwägt, dass die Trigeminusplatte dazu dient, Nervenwurzeln zu entsenden resp. zu empfangen, welche später zum Hinterhirn gehören, so ist es auch wohl von Hause aus sehr berechtigt, die Frage aufzuwerfen, was denn aus den Theilen der Ganglienleiste wird, die am Mittelhirn gelegen sind oder was einstmals aus ihnen hervorgegangen sein kann. Denn dass diese Bezirke der Ganglienleiste nicht bloß zu dem Behufe gebildet werden, möglichst rasch wieder zu Grunde zu gehen, das darf wohl a priori angenommen werden, und wenn auch von verschiedenen Forschern behauptet wird, dieser vorderste Abschnitt der Ganglienleiste werde zwar mit in die Bildung der Trigeminusplatte aufgenommen, verfiele aber frühzeitig dem Schwunde, so haben sie erstlich nicht genug Anstoß an dieser letzteren Behauptung genommen, zweitens aber ihre Beobachtungen nicht sorgfältig genug angestellt.

Dies gilt auch von Van Wijhe, welcher allerwegen bei seiner Ermittelung der primitiven Verhältnisse des Selachierkopfes nicht weit genug zurückgegangen ist. Auf pag. 20 seiner oft citirten Schrift sagt er:

»Ich finde, dass die Anlage des Trigeminus außerordentlich breit ist. Die Nervenleiste ist im Stadium *H* zwischen Trigeminus und Facialis schon abortirt, streckt sich aber von dem vorderen Theile des Hinterhirns sogar noch bis vor die Augenblase aus, nimmt also die ganze Breite des Mittelhirns ein. Von derselben gehen zwei längere Auswüchse ab; der eine liegt vor dem zweiten Somit, der andere befindet sich an dessen Hinter- und Außenseite. Nun schwindet die Nervenleiste allmählich von vorn nach hinten: was aus ihr wird, kann ich mit Sicherheit nicht angeben. Durch dieses Schwinden nähert sich der vordere Trigeminusauswuchs immer mehr dem hinteren, dadurch wird sein ursprünglich verticaler Verlauf in einen horizontal, über der oberen Wand des zweiten Somites gerichteten verändert, während zugleich sein Ursprung vom Mittelhirn allmählich aufgehoben wird und er gemeinschaftlich mit dem hinteren Trigeminusauswuchs vom Vorderende des Hinterhirns entspringt. Schon sehr frühzeitig, nämlich schon im Anfang des Stadiums *I*, entsteht in ihm eine über dem Vorderende des zweiten Somites befindliche Verdickung, die Anlage des Ganglion ciliare, welches das zuerst differenzirte Ganglion des ganzen Thieres ist.«

Diese Darstellung ist richtig, aber nicht vollständig. Es ist nämlich Van Wijhe entgangen, dass nicht nur zwei, sondern drei Auswüchse aus diesem Bezirke der Ganglienleiste hervor-

sprossen: der von ihm nicht beachtete dritte liegt noch vor dem Ciliarisauswuchs und geht aus dem Zellmaterial der allervordersten Partie der Ganglienleisten hervor. Sein Vorderrand umgiebt die hintere Peripherie der Augenblase und reicht hinab bis an das Zellmaterial, welches schon so oft von den Autoren beschrieben, aber nie sorgfältig genug auf seine Constitution und Provenienz untersucht worden ist: auf den vor der Spitze des Entoderms sich unter dem Vorderhirn nach vorn erstreckenden sog. Mesodermfortsatz. Van Wijhe hat die dorsaler gelegene Partie dieses Auswuchses sogar auf Taf. 1 Fig. 1 u. 2 gezeichnet, hat aber geglaubt, es handle sich um die alte Verbindung des Medullarrohres mit dem Ectoderm, an der Stelle, wo später die Epiphysis auftritt (vgl. l. c. pag. 45. Tafelerklärung). Die Stelle indessen, aus welcher die Epiphysis später wirklich hervorgeht, liegt beträchtlich vor der von Van Wijhe mit der Bezeichnung *ep'* versehenen Partie, welche in der That die Zellbezirke der Ganglienleiste repräsentirt, aus denen jener vorderste Auswuchs hervorgeht, von dem ich hier spreche.

Marshall hatte also Recht, als er schrieb (l. c. pag. 18): »I see, therefore, no escape from the conclusion that the presence of the neural ridge at any part of the brain implies actually or potentially the presence of a nerve. Therefore there must be in the chick some nerve or nerves arising far forwards from the summit of the anterior part of the fore brain, and strictly equivalent, if embryological evidence is at all trustworthy, to the fifth, seventh, or hinder cranial nerves, or to the posterior root of a spinal nerve: otherwise the presence of the neural ridge in fig. 6 is utterly unintelligible.«

Ob Marshall mit dem Ausdruck »the anterior part of the fore brain« das Richtige getroffen, möchte ich freilich bezweifeln; wenigstens glaube ich, dass bei den Selachiern kein Theil des späteren Vorderhirns an der Production der Ganglienleiste Theil nimmt; auch ergeben die von Marshall gelieferten Abbildungen keinerlei Nöthigung, die Partie, an der er die Wucherung der Ganglienleiste zeichnet, für das Vorderhirn zu halten. Das Vorderhirn liegt vor dem vorderen Neuroporus, und die Ganglienleiste fängt thatsächlich erst hinter demselben an.

Marshall bemüht sich, im weiteren Verlaufe seiner Darstellung wahrscheinlich zu machen, dass der später auftretende Olfactorius in der That nur auf die Wucherung dieses vordersten Theils der Ganglienleiste zurückzuführen sei: hierin kann ich mich seinen

Deductionen indess nicht anschließen[1]. Was es mit der Entstehung des Olfactorius für eine Bewandtnis hat, haben wir eben erst aus der neuesten Arbeit von His (Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns etc. in: Abh. Sächs. Ges. Wiss. 15. Bd. 1889 pag. 717 ff.) erfahren: seine wichtige Entdeckung des Ursprungs der Olfactorius-Ganglienzellen und -Nervenfasern aus dem Epithel der Naseneinstülpung kann ich bei Selachiern durchaus bestätigen. gehe aber an dieser Stelle auf die phylogenetische Tragweite dieser Entdeckung nicht ein, dazu wird später der richtige Ort gefunden werden.

Rabl's Vermuthungen. jene vordersten in die Trigeminusplatte einbezogenen Bezirke der Ganglienleiste hätten irgend welchen Zusammenhang mit dem Oculomotorius und Trochlearis — den wirklichen Zusammenhang mit dem Trochlearis hat er nicht gekannt — habe ich schon anderswo zurückgewiesen (Anat. Anz. 5. Jahrg. 1890 pag. 11) und dabei erwähnt, dass wirklich aus jenen Bezirken der Ganglienleiste ein Ganglion hervorgeht, das aber entweder ohne Wurzeln bleibt und allmählich zu Grunde geht, oder aber in die Bahn des R. ophthalmicus superficialis portio Trigemini geräth und dadurch diesem Nerven einen ganz eigenthümlichen Charakter verleiht, von dem ich noch später mehr sprechen werde.

Dass jenes abortirende Ganglion bei *Torpedo*-Embryonen in Anlagerung am Trochlearis gefunden wird, ist ein höchst merkwürdiges Factum, das. wie die bisherige Ontogenie es nicht kannte, so auch von ihren Anschauungen nicht in irgend welche Deutungsversuche hineingezogen werden konnte. Das Vorhandensein dieses Ganglions ist nun aber für den von mir festgehaltenen Standpunkt von präoralen Kiemen von großer Bedeutung, und so habe ich schon lange dem Ursprunge desselben, ich möchte fast sagen, aufgelauert, bis ich es als Product eines Theiles der vordersten Wucherung der Ganglienleiste wirklich nachweisen konnte.

Aber dies Ganglion ist nicht das einzige nicht mehr zur Function und Ausbildung gelangende Stück der Tri-

[1] Sonderbar genug verwahrt sich Marshall in einer Anmerkung auf das Entschiedenste gegen diejenige Deutung seiner Beobachtung, die der Wahrheit am nächsten kam, indem er sagt: »The assumption that the chick has preserved merely the earliest stages of development of some ancestral nerve, of which all subsequent traces have been lost, is so unnecessary and unwarranted that I have not thought it worthy of serious consideration.«

geminusplatte, noch auch diese das einzige, rudimentäre Bildungen aufweisende Stück der Ganglienleiste im Bereich des Kopfes: auch das vorderste Stück der Facialisplatte sondert sich als discretes Ganglion über der später sich entwickelnden Ohrblase ab, liegt eine Zeit lang dem Ectoderm dicht an und geht dann zu Grunde.

Dies Stück der Facialisplatte findet sich mit Regelmäßigkeit gleichfalls bei den Embryonen von *Torpedo* von 4—10 mm Länge; bei größeren Embryonen zerfällt es.

Auch die zwischen der Facialis-Acusticus-Platte und der Glossopharyngeus-Vagus-Platte gelegene Partie der Ganglienleiste bleibt ohne weitere Entwicklung eine geraume Zeit lang liegen: später bemerkt man auch hinter der Ohrblase, ja sogar noch weit über der Vagusplatte kleinere Anhäufungen von Componenten der Ganglienleiste, deren Herkunft wohl nur auf diese Partie derselben bezogen werden kann. In weiter entwickelten Stadien ist von Alle dem nichts mehr zu sehen.

Dass hinter der Vagusplatte die ersten Partien der Rumpf-Ganglienleiste nur eine verkümmerte Existenz führen, habe ich gleichfalls dargestellt (Anat. Anz., 5. Jahrg. 1890 pag. 14ff.): das Zugrundegehen der drei vordersten, für den Hypoglossus bestimmten Spinalganglien hängt damit zusammen und giebt uns einen deutlichen Fingerzeig, wie wir die ähnlichen Ereignisse an der Ganglienleiste des Kopfes zu beurtheilen haben.

Aus alledem folgt, dass **auch in der Ganglienbildung am Kopf wesentliche Reductionen geschehen sind, und dass besonders am Vorderkopf die gegenwärtig bestehenden Verhältnisse der Ganglienformation durchaus nicht als der ursprünglichen Lage der Dinge entsprechend angesehen werden dürfen.**

Aber nicht nur in dem Zugrundegehen so vieler Bezirke der Ganglienleiste bezeugt sich das Vorhandensein eines wesentlich vom heutigen verschiedenen Urzustandes: auch in der Conformation der bestehenden Ganglienplatten kann die phylogenetische Forschung unschwer die Anzeichen eines Centralisirungsprocesses diagnosticiren, deren Deutung früher der Divinationsgabe, heute aber der kritischen Analyse zufällt.

Ich habe mehrfach ausgesprochen, dass am Hinterkopf möglicherweise Branchiomerie und Myomerie zusammenfallen. Dass die Myotome des Hinterkopfes zu Grunde gehen, hat schon Van

Wijhe erwähnt: bei seiner Art zu zählen sind es das 4. bis 6. Myotom, aus dem keine bleibenden Muskelbildungen hervorgehen. Da er aber irrthümlicherweise die zum Bezirke des Hypoglossus gehörenden Myotome dem Vagus zurechnete, und dadurch die hinteren Kiemenspalten resp. deren aus den Seitenplatten hervorgehende Muskulatur als eben diesen Hypoglossusmyotomen zugehörig betrachtet, so erscheint bei seiner Auffassung die Myotommuskellücke geringer, als sie wirklich ist: so weit meine Forschungen gegangen sind, giebt es nur ein Myotom vor der ersten motorischen Hypoglossuswurzel, welches keine separate motorische Wurzel empfängt: von diesem aus nach vorn, bis zum Beginn des M. rectus externus, fehlen alle Myotommuskeln.

Mit dem Endorgane fehlen natürlich auch die Nerven, welche es innervirten: und so liefert die ganze Strecke des Medullarrohres zwischen der vordersten Wurzel des Hypoglossus und der hintersten des Abducens keine Vorderhornnerven.

Es ist nun schwer zu sagen, wie viele Myotome, wie viele Nerven eingegangen sind: denn da die Kiemensäcke nach und nach entstehen, und eine Verschiebung der verschiedenen Organsysteme (Medullarrohr, Darmrohr, Mesodermrohr, Ectodermrohr) gegen einander stattfindet, so ist es schwierig festzustellen, welches Myotom, welches Branchiomer, welches Neuromer von Hause aus auf einander gepasst haben.

Es wird sich also kaum mit voller Sicherheit ermitteln lassen, ob die zur Bildung des M. rectus externus verwendeten Myotome nicht auch Material aus den hinter der Ohrblase befindlichen Metameren an sich gezogen haben, es wird auch nicht festzustellen sein, ob der M. subspinalis, welcher die vordersten Hypoglossusmyotome repräsentirt, nicht auch seinerseits Material der hintersten Vagusmyotome in sich schließt: arithmetisch sicher wird die bezügliche Rechnung wohl nie ausfallen.

Und das ist darum sehr bedauernswerth, weil sich an dieser Stelle eine Erwägung aufdrängt, welche ich bereits oben pag. 350 andeutete: über das gegenseitige Verhältnis der Vorderhorn- und Seitenhornnerven.

Es ist nämlich auffallend, dass diese beiden motorischen Systeme zu alterniren scheinen. Der letzte Vorderhornnerv des Rumpfes ist der Hypoglossus: an ihn schließt sich die lange Reihe der Seitenhornnerven der Vagus-Glossopharyngeusgruppe an, die bekanntlich bei höheren Wirbelthieren den Accessorius bildet. Auf die vordersten

motorischen Wurzeln des Glossopharyngeus folgt der Abducens, als Vorderhornnervencomplex: ihn wieder lösen die Seitenhornfasern des Facialis ab. dicht an diesen schließen sich die Seitenhornfasern des Trigeminus an. dann folgt der im Charakter zweifelhafte Trochlearis und den Abschluss bildet die lange Reihe der Oculomotoriuswurzeln, welche aus dem Vorderhorn stammen.

Die Hypothese ist bisher noch von keiner Seite aufgestellt und noch weniger zu begründen versucht worden, ob nicht Vorderhorn- und Seitenhornnerven möglicherweise ein und dasselbe sind. Sie wäre auch unmöglich gewesen. so lange die Construction der Metameren auf Grundlage der Van Wijhe'schen Methode, so wichtig dieselbe für ihre Zeit war, geschah. Wenn angenommen ward, dass zu demselben Metamer je ein sensibel-motorischer Dorsalnerv und ein motorischer Ventralnerv gehörten, so war eben der Weg zu jener Hypothese verlegt. Und weil nur für den Vagus, und auch da nicht unbestritten die Einsicht gewonnen war — und dies ist ein wirkliches Verdienst Gegenbaur's — dass er ein Multiplum von Nerven darstelle, während alle übrigen. sensiblen und motorischen. Hirnnerven als einfache Nerven galten, so konnte auch von dieser Seite der Weg zu dieser, wie mir scheinen will, wenigstens der Erörterung werthen Hypothese nicht gebahnt werden.

Wollte man die Disposition der motorischen Nerven nach Maßgabe dieser Hypothese auffassen, so ergäben sich eine Reihe von Betrachtungen über die Constitution des Kopfes, deren Erörterung mich nun wieder auf das Gebiet der sensiblen Nerven resp. der Hirnganglien zurückführt.

Vergleicht man nämlich die drei großen Ganglienplatten des Vagus-, Facialis- und Trigeminusgebietes in Bezug auf ihre Producte mit einander, so tritt ein Unterschied vor die Augen, dessen Bedeutung bisher unklar geblieben ist.

Aus der Vagusplatte entwickeln sich Ganglien und sensible Nerven für 4—6 Kiemenpaare. Dem vordersten Kiemensack gesellt sich der Glossopharyngeus, den folgenden die einzelnen Vaguszweige zu. Die ursprünglich unsegmentirt erscheinende Platte sondert sich also in ebenso viele Ganglienabschnitte, wie Kiemensäcke gebildet werden. Die Producte jedes einzelnen dieser Ganglienabschnitte sind bereits so oft schematisirt worden, dass es nützlich erscheint, vor der Hand an einem dieser Schemata festzuhalten. Ich wähle das Van Wijhe'sche, welches je einen Ramus praetrematicus, pharyngeus, posttrematicus

und dorsalis annimmt. Wie His sich einmal charakteristisch ausdrückt, ist der N. glossopharyngeus der »reinlichste« Hirnnerv: an ihm ist auch dies Schema am besten zu erkennen, resp. von ihm abgeleitet. Ich behalte späterer Erörterung vor, ob es gerechtfertigt und ob es erschöpfend ist.

Dem Schema zur Noth entspricht auch noch die Configuration des ersten Vagusastes. Aber schon die anderen Vagusäste zeigen eine wesentliche Abweichung durch die Bildung des Lateralis.

Ebenso wenig oder noch weniger entsprechen dem Schema die Producte der Facialis- und Trigeminusplatte und Van Wijhe ebenso wie seine Nachfolger haben sich in den gewagtesten Deutungsexperimenten bewegt, um die aus diesen Platten hervorgehenden Nerven in das Procrustesbett des Schemas. hineinzuzwängen. Ich habe meinerseits bereits in der 10. Studie auf die Schwierigkeiten aufmerksam gemacht, die alles Schematisiren bei den Nerven und anderswo hat, und habe andere Auffassungen zur Erwägung gestellt, immer aber (l. c. pag. 471) auch die Abhängigkeit dieser Auffassungen von unserer Kenntnis der Gesammt-Organisation des Wirbelthierkörpers hervorgehoben.

Es leuchtet nun von selbst ein, welchen Einfluss auch auf die Auffassung der Vertheilung der sensiblen Nerven die Entdeckung haben muss, dass eine sehr viel größere Anzahl von Ursegmenten von Anfang an in die Bildung des Vorderkopfes aufgegangen ist, und unter wie veränderten Gesichtspunkten die Derivate der Facialis- und Trigeminusplatte nun erscheinen müssen. Man darf mit vollem Recht wieder einen deductorischen Schritt thun und in den vorhandenen Derivaten jener beiden Platten nach den Resten der zahlreichen Spinalganglien suchen, welche sicherlich einstmals all den Metameren zukamen, die im Vorderkopf stecken.

Prüfen wir auf diesen Gesichtspunkt hin zunächst die Producte der Facialisplatte, so werden wir sofort Verdacht schöpfen müssen, dass im Acusticus wenigstens ein Duplum dieser Ganglien erhalten geblieben ist, und es wird für die weitere Detailforschung eine schöne Aufgabe sein, den Acusticus auf frühere Zustände zurückzuführen. Dass diese Aufgabe eine complicirte ist, kann sie nur anziehender gestalten: denn nicht auf die Reduction von einem oder mehreren Spinalganglien allein kann es dabei ankommen, sondern auf den Nachweis, wie es geschehen konnte, dass von diesen Ganglien und ihren Derivaten nur diejenigen übrig blieben, welche das verdickte Ectoderm, aus welchem die Gehörblase hervorgegangen, innervirten,

resp. aus ihm neue Ganglienelemente in Empfang nahmen. Ist doch eine detaillirte Entwicklungsgeschichte der Gehörblase und ihrer Nerven, zumal bei den Selachiern noch von keiner Seite ernstlich in Angriff genommen worden, trotzdem dieselbe gar nicht schwierig, gewiss aber in morphologischer wie histologischer Beziehung überaus lohnend sein wird. Die jüngst veröffentlichten Forschungen von His jr. lassen hoffen, dass dieser Problemcomplex bald weitere Bearbeitung finden wird.

Wie aber der Acusticus sicherlich ursprünglich auf metamere Ganglienbildung reduzirbar ist, so werden auch das G. geniculi, ferner die Ganglien des Buccalis und des Ophthalmicus superficialis portio Facialis darauf geprüft werden müssen, ob sie nur Theile eines einzigen oder vielmehr Repräsentanten so und so vieler ursprünglich discreter Spinalganglien darstellen, die alle in der Facialisplatte nur räumlich als Einheit in die Erscheinung treten[1].

---

[1] Seit Jahren besteht eine Debatte zwischen Gegenbaur einerseits und Van Wijhe, Beard und mir andererseits über die Frage, ob in dem Hyoidbogen mehr als eine Kiemenspalte vereinigt sei. Van Wijhe hat im Hinblick auf die Vertheilung der Nerven, Beard auf das Auftreten mehrfacher Kiemen-Sinnesorgane, ich auf die Muskulatur, Gefäßvertheilung und Knorpelbildung, wahrscheinlich zu machen gesucht, dass wenigstens zwei Branchiomeren in dem Hyoidbogen stecken — aber Alles prallte an den Dogmen der »Vergleichung« ab, in der Gegenbaur wie in einer Festung sich gegen die Angriffe der Ontogenie gesichert glaubte. Vielleicht wird nun endlich die Einsicht gewonnen, dass die »Vergleichung der anatomischen Thatsachen« zwar Probleme stellen, aber sie nicht lösen kann, zumal wenn sie in ihrer Verblendung und Selbstüberschätzung sich zu Aussprüchen versteigt, wie der, mit welchem Gegenbaur sein Manifest schließt (l. c. pag. 112): »Die Ontogenie hat bestätigt, was die Vergleichung der anatomischen Thatsachen ergeben hatte. Sie hat sehr Wichtiges zu Tage gebracht, Manches genauer ermittelt, Anderes modificirt. Aber sie zeigte auch bald die Grenze ihrer Erfahrungen. Durch die Vergleichung konnten diese weiter hinausgerückt werden, und gerade für die fundamentalen Fragen zeigte die Vergleichung sich ebenso unentbehrlich, wie es für diese die Ontogenie ist.« Ja wohl, die Vergleichung, aber nicht die Vergleichende Anatomie. Auch die Ontogenie vergleicht, sie wäre ja sonst gedankenlos, denn alles Urtheilen basirt auf dem Vergleichen. Wer aber »die Grenze seiner Erfahrungen« wirklich gezeigt hat, die Ontogenie oder die Anatomie, kann wohl nicht verkannt werden und würde überhaupt nicht hervorgehoben zu werden brauchen, wenn nicht die persönliche Autorität Gegenbaur's auch jetzt noch seinen Doctrinen trotz ihrer Schwäche mehr Nachdruck verschaffte, als ihnen zukommt. Es lohnt nach den hier gegebenen neuen Aufschlüssen nicht der Mühe, die zahllosen Trugschlüsse aufzudecken, deren sich Gegenbaur bedient hat, um die Gegner seiner Doctrinen scheinbar ad absurdum zu führen — eines der charakteristischsten Beispiele werde ich weiter unten nicht umgehen können, in extenso mitzutheilen — aber gegen die Überhebung zu

Wie weit in dieser Richtung bereits meine eignen Forschungen gegangen sind, werde ich an anderer Stelle im Einzelnen darlegen:

---

protestiren, welche in dem Aufsatze »die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes« zu Tage tritt, darf ich um so weniger unterlassen, als GEGENBAUR gegen mich nicht nur die concentrirtesten Ergüsse derselben richtet, sondern auch sich berechtigt geglaubt hat, von »hämischen Bemerkungen« zu sprechen, »deren ich nicht entbehren könne und die in ihrer Bedeutung für den Urheber zu würdigen, er dem wissenschaftlichen Publikum überlassen müsse«. Durch diese seine Worte bringt GEGENBAUR eine rein sachlich wissenschaftliche Polemik auf das Gebiet des Persönlichen auch in der Öffentlichkeit und nöthigt mich, ihm auf dies Gebiet zu folgen. Das wissenschaftliche Publikum ist vielleicht nicht ganz unterrichtet über den Ursprung dessen, was GEGENBAUR meine »hämischen Bemerkungen« nennt. Meine scharfe Polemik gegen die Doctrinen desselben, wie sie in der 4.—6. Studie enthalten sind, war nicht nur in jedem einzelnen Fall vollkommen gerechtfertigt — ich erinnere an das, was ich über den Adductor mandibulae (4. Studie pag. 113), was ich über die sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier (l. c. pag. 19 ff.), über die Pseudobranchie der Teleostier (l. c. pag. 47 Anm.), über das »äußere« Kiemengerüst der Cyclostomen und schließlich über die mit so viel Emphase verkündete Archipterygiumtheorie gesagt habe — sie war auch mit vollem Bewusstsein gegen die damals noch ganz unerschütterte autoritative Stellung gerichtet, mittels deren es GEGENBAUR gelang, jeden Widerspruch nahezu im Keime zu ersticken, der gegen seine Doctrinen sich geltend machte. Das αὐτὸς ἔφα war in einer derartigen Weise zur Geltung gekommen, dass es nachgerade zu einem Crimen laesae majestatis gestempelt ward, anderer Meinung zu sein, als die »Grundzüge der vergleichenden Anatomie«. Andere Wege zur Lösung fundamentaler Fragen zu beschreiten, als die in diesem Leitfaden acceptirten, ward von vorn herein als lächerlich angesehen. Als ich den »Ursprung der Wirbelthiere« publicirte, ward, wie ich schon an anderer Stelle hervorhob (4. Studie, 5. Bd. pag. 179), meine Auffassung mit einem höchst oberflächlichen Raisonnement abgefertigt und als das Muster einer »unwissenschaftlichen, unkritischen und auf grobe Unwissenheit« basirten Verirrung hingestellt. Diesem Geist der Intoleranz fest und scharf gegenüberzutreten, hielt ich schon damals für Pflicht und so richtete ich meine Angriffe gegen die Doctrinen und gegen den Dogmatismus GEGENBAUR's, und es wird Niemand möglich sein, in den oben citirten »Studien« ein Wort zu finden, das nicht streng sachlich wäre, wenn auch in der Form oft genug ironisch.

Was aber und wie antwortete GEGENBAUR?

Er wandte sich an Dr. RUDOLF ENGELMANN in Leipzig und stellte ihm die Alternative: »DOHRN oder ich, — Einer muss aus Ihrem Verlage heraus! Entweder DOHRN verpflichtet sich, den Ton seiner Polemik zu ändern, oder Sie kündigen ihm den Verlag.«

Diese mich geradezu verblüffende Mittheilung machte mir Dr. R. ENGELMANN, als ich ihn im Sommer 1884 in Leipzig besuchte. Dr. ENGELMANN glaubte sich aus Rücksicht auf seinen Verlag und aus Rücksicht auf seine persönlichen Beziehungen zu GEGENBAUR, die älter waren, als die zu mir, gezwungen, den letzteren Weg zu beschreiten, nachdem ich ihm auf seine Bitten und Ermahnungen, im eigenen und im Interesse der Zool. Station möchte ich doch den ver-

es eröffnen sich damit natürlich so viele neue und interessante Probleme, dass ohne sehr umfassende Mittheilungen der Einzelheiten gar nicht vorwärts zu kommen ist. Die merkwürdige Lage des R. mandibularis externus, des Homologons der Chorda tympani, ihr Ursprung aus dem G. geniculi, ihre Verbindung mit den submaxillaren Schleimcanälen, das Alles tritt in neues Licht. Ebenso merkwürdig ist der Lauf des R. buccalis, und ein Factum, das mir schon seit vielen Jahren bekannt war, aber nun in der seit ebenso vielen Jahren als Manuskript liegen gebliebenen Studie über die Carotiden der Selachier hervorgehoben werden soll, gewinnt eine neue Bedeutung, dass nämlich der R. buccalis auf seinem absteigenden Laufe von einem Gefäß begleitet wird, welches wegen seiner Einmündung in den Circulus cephalicus und wegen seiner stärkeren Wandung in mir immer den Verdacht hervorrief, es sei eine von ihrem Ursprung am Conus arteriosus losgelöste Kiemenarterie, die jetzt ihr Blut in umgekehrter Richtung strömen lässt. Dies Gefäß ist die von Hyrtl sog. Carotis externa, auf die ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Wird es sich also — und das halte ich für sehr wahrscheinlich — ergeben, dass in der Ganglienplatte des Facialis eine Reihe homodynamer Ganglien zusammengefasst sind, denen allen von Hause

---

hängnisvollen Weg, den ich eingeschlagen, verlassen, geantwortet hatte, »dass ich in solchen Dingen seinen Rath leider nicht acceptiren und seinen Verlag, so leid es mir thäte, sofort aufgeben müsste, da ich mir nicht einmal eine Andeutung in der beregten Art bieten lassen könnte«. Auf meine Äußerung, dass ich mich verpflichtet hielte, die Procedur Gegenbaur's an die Öffentlichkeit zu bringen, bat mich Dr. Engelmann, ihm das nicht zu Leide zu thun, und, obschon ich von nun an meine persönlichen Beziehungen zu Dr. Engelmann abzubrechen genöthigt war, willfahrte ich ihm doch um so lieber, als ich bis zu jenem Tage nichts als die größte Herzlichkeit erfahren hatte wie von Dr. Rud. Engelmann, so von seinem verstorbenen Vater und Onkel und der ganzen Familie, zu der in freundschaftlichen Beziehungen gestanden zu haben, mir stets eine Freude gewesen ist und bleiben wird. Mein Dr. R. Engelmann gegebenes Wort habe ich gehalten, so lange er lebte, und in dem »Bericht über die Zool. Station während d. Jahre 1882—1884« (Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. pag. 135) heißt es:

> »Gründe, deren öffentliche Mittheilung zunächst noch hintanzuhalten ich mich verpflichtet habe, bewirkten leider, dass die geschäftlichen Beziehungen der Zool. Station zur Verlagshandlung W. Engelmann in Leipzig ihren Abschluss erreichten.«

Und nach diesen Vorgängen glaubt Gegenbaur sich beschweren zu dürfen über »hämische Bemerkungen, die in ihrer Bedeutung für den Urheber zu würdigen, er dem wissenschaftlichen Publikum überlassen müsse«! Das wissenschaftliche Publikum wird nun wohl Bescheid wissen.

aus der Werth von Spinalganglien zukam und die mehr oder weniger umgebildet in den Acusticusganglien, dem G. geniculi und den Ganglien des Buccalis und Ophthalmicus wieder zu erkennen sind, so wird man berechtigt sein, nach den, diesen Ganglien von Anfang an zukommenden, motorischen Vorder- oder Seitenhornfasern zu forschen. Es wird sich dann vielleicht ergeben, dass diese Fasern theils in dem R. hyoideus enthalten sind, theils aber auch in dem Abducens, falls sich nämlich herausstellt, dass der Gegensatz zwischen Vorderhorn- und Seitenhornfasern nur ein scheinbarer ist, der nicht von der Ursegmentation herstammt, sondern erst durch die Unterdrückung oder Verschmelzung sei es hier der ventralen sei es dort der dorsalen Theile der ursprünglichen Mesodermsegmente und der aus ihnen hervorgehenden Muskulatur zu Stande gekommen ist. Man wird dann inne werden, welche Concentrationen in allen Organsphären des Vorderkopfes stattgefunden haben, um zunächst auch nur den Selachierkopf, wie er heute besteht, herzustellen, und man wird erkennen, wie weit selbst dieser davon entfernt ist, die ursprüngliche Constitution zu repräsentiren, die fast alle bisherigen Untersucher, der Eine mehr, der Andre weniger, den einzelnen Componenten des Kopfes beilegen zu dürfen glaubten.

Und was für die Facialisplatte gilt, muss in demselben oder noch höherem Grade auch für die Trigeminusplatte gelten. Auch da haben wir nur einen motorischen Nerven, den R. maxillaris inferior, während wir den R. maxillaris superior, den Ophthalmicus profundus und den Ophthalmicus superficialis Trigemini als der motorischen Fasern ledig kennen. Wie die genauere Analyse auch an diesem Ganglioncomplexe die ursprüngliche Constitution herausarbeiten wird, will ich hier anzudeuten unterlassen, und wie die zugehörigen motorischen Fasern theils im R. mandibularis inferior, theils im Trochlearis und Oculomotorius nachgewiesen werden dürften, das soll hier nur im Princip ausgesprochen werden.

4. Metamerie der Kopf-Seitenplatten.

In der 7. Studie, welche sich mit der Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier beschäftigt, habe ich darauf hingewiesen, wie schon im Anfang dieser Studie betont ward, dass die Bildung der vorderen Kopfhöhlen durchaus nicht so gleichmäßig erfolgt, wie man annehmen durfte, wenn man die Darstellungen las, welche Balfour, Marshall und van Wijhe davon gaben. Ich verwies auf diesen Umstand, weil es mir darauf

ankam, die Unterschiede der Muskulatur des Hyoidbogens von derjenigen der hinteren Kiemenbogen hervorzuheben und wahrscheinlich zu machen, dass im Hyoidbogen wenigstens ein Duplum, anscheinend aber ein Multiplum von Visceralbögen enthalten sei. Ich betonte auch die Abweichungen der Blutgefäßbeziehungen und der Knorpelbildungen, und versuchte alles dies eben dadurch begreiflich zu machen, dass hier Verschmelzungen, Ausfall von Theilen und Umbildung anderer eingetreten sei, die wir vielleicht durch allmählich vorschreitende Analyse noch in Einzelheiten oder in toto erkennbar machen könnten.

Wenn wir nun annehmen — ich wiederhole auch an dieser Stelle, dass es sich zunächst nur um eine Annahme handelt — dass z. B. der Glossopharyngeus-Visceralbogen die relative Ureinheit eines Gesammtmetamers darstellt, das also durch ein Myotom, ein dazu gehöriges Cölomsegment, ein Neuromer, ein Branchiomer, ein Angiomer in relativ normaler Beschaffenheit und gegenseitiger Lagerung gebildet wird, so können wir leicht einsehen, dass der Hyoidbogen, dem wir wenigstens zwei Myotome, eine noch größere Zahl von Neuromeren, repräsentirt durch die Facialis-Acusticusplatte und den N. hyoideo-facialis und einen Theil des Abducens, zuerkennen müssen, auch eine größere Zahl von Seitenplattensegmenten in sich vereinigt haben muss; ich hatte also vollkommen richtig geurtheilt, als ich in der 7. Studie die Hyoidhöhle als ein Multiplum von ursprünglichen Kopfhöhlen ansah.

Und ebenso dürfen wir in dem Mandibularbogen die Elemente einer ganzen Reihe von Cölomabtheilungen zusammengefasst erblicken und dürfen nicht nur, sondern müssen in dem sog. Adductor mandibulae diese vereinigten Kopfhöhlen dargestellt sehen. Schon in der 4. Studie hatte ich ausgesprochen (l. c. pag. 113), »dass Gegenbaur und Vetter einen Fehler gemacht haben, indem sie den Adductor mandibulae als homodynam mit den Adductores arcuum visceralium beschreiben. Die später darzustellende Entwicklungsgeschichte des gesammten Kiefer- und Zungenbeinapparates wird erweisen, dass der Adductor mandibulae vielmehr mit den gesammten Muskeln eines oder mehrerer Visceralbogen homodynam ist, überhaupt aber Verhältnisse darbietet, welche ihn durchaus isolirt erscheinen lassen«[1].

[1] Man vergleiche mit diesen hier gegebenen Darlegungen, was Gegenbaur in seiner »Metamerie des Kopfes etc.« in dem Abschnitte über Kiemenbogen meiner

Ein Blick auf die hier gegebenen Abbildungen wird auch diesen Satz als vollkommen begründet erscheinen lassen, denn auch die

---

Kritik entgegengesetzt. Es heißt l. c. pag. 90: »Auch die Muskulatur muss der Dohrn'schen Deutung dienen. Das aus deren Sonderung gezogene Ergebnis ist dem bezüglich der Skelettheile oben erwähnten adäquat: es zeigen sich bereits in der Anlage bei Haien und Rochen verschiedene Zustände, die den ausgebildeten Zuständen entsprechen.« »Dass die Sonderung der Muskulatur an Kiefer- und Hyoidbogen aber nicht in allen Stücken jener der Muskulatur der Kiemenbogen entspricht, ist doch kein Beweis dafür, dass jene beiden Bogen nicht Kiemenbogen waren.«

Gegenbaur will hier seinen Lesern einreden, dass ich Ober- und Unterkiefer, Hyomandibulare und Hyoid nicht für Kiemenbogen erklärt hätte, während ich ausdrücklich in diesen vier Knorpeln wenigstens vier Kiemenbogen erblickte, zumal ich sogar die Mundöffnung für verschmolzene Kiemenspalten erklärte! Aber weiter! »Wenn jene Sonderung genau so stattfinden sollte, wie an den Kiemenbogen, so würde dazu auch für Kiefer- und Hyoidbogen das Bestehen eines mit den Kiemenbogen völlig gleichartigen Zustandes nothwendige Voraussetzung sein. Es gäbe dann eben nur Kiemenbogen und es bestände für Kiefer- und Hyoidbogen kein erst zu lösendes Problem.« [??]

»Welches sind nun die »Ergebnisse« der Dohrn'schen »Untersuchungen«, die mitzutheilen er l. c. pag. 5 versprochen hat? Die Ontogenie, auf die er überall pocht, als ob er der Erste gewesen wäre, der ihren Werth für die Vergl. Anatomie erkannt und angewendet hätte, hat ihm nichts geleistet. Er hat aus ihr faktisch nichts erkannt, als dass die Anlagen der Theile dem späteren Zustande bereits entsprechen. Es sollen auch nur »vorläufige Mittheilungen« sein. Er sagt (pag. 35): »*Ich binde mich darum auch nicht an irgend welche positive Deutung der hier behandelten Verhältnisse: die Schwierigkeit ist so groß, dass noch viel angestrengte und vorsichtigste Forschung erforderlich ist, ehe die wirkliche Constitution des Kiefer- und Hyoidapparates erkannt werden wird. Mir reicht an dieser Stelle aus, die Illusion bekämpft zu haben, als wüssten wir bereits das, was wir suchen, und als wäre eine der existirenden Auffassungen im Stande, uns von den weit zurückliegenden Vorgängen Rechenschaft zu geben, welche den Wirbelthiermund in seiner heutigen Composition zu Stande gebracht haben.*«

Gegenbaur druckt meine Worte mit Cursivschrift, um hervorzuheben, wie resultatlos meine ganze Arbeit sei. Er hätte mir wahrlich keinen größeren Dienst und keine größere, bei ihm gewiss sehr unwillkürliche, Gerechtigkeit widerfahren lassen können, als diese meine Worte seinen Lesern ins Gedächtnis zu rufen. Vorsichtiger und dem großen Problem gegenüber bescheidener konnte ich mich schwerlich ausdrücken, und wie Recht ich hatte, mich so resignirt zu fassen, das beweist die vorliegende Studie, welche meine Vorbehalte vollkommen begründet, Gegenbaur's »positive Deutungen« aber, betreffen sie nun die Muskeln, die Knorpel, die Gefäße oder die Nerven, für immer begräbt. Die wirkliche Constitution des Kiefer- und Hyoidapparates zu erkennen, sind wir jetzt in der That viel fähiger geworden, als zur Zeit, da ich jene Worte schrieb, oder gar als Gegenbaur seine von mir bekämpften Doctrinen aufstellte, und wenn es noch eines Beweises bedurfte, wie wenig Gegenbaur's Anmaßung berechtigt war, meine Forschungen so zu charakterisiren, wie er es gethan, so wäre der wohl nun reichlich erbracht.

Mandibularhöhle schließt in ihren Wandungen ein der Zahl der zu ihr gehörenden Myotome entsprechendes Multiplum von Cölomabschnitten ein. Wie die Myotome zu einem scheinbar einheitlichen Gesammtgebilde verschmelzen, so dass Van Wijhe sie für ein einziges Myotom halten konnte, ebenso sind die Cölomabschnitte verschmolzen; aber wie in der 7. Studie pag. 11 bereits beschrieben worden, lassen sich gelegentlich ziemlich deutliche Spuren dieser Verschmelzung noch hier und da wahrnehmen. Ich zweifle nicht daran, dass es bei erneuten Untersuchungen auch gelingen wird, ganz constante Merkzeichen dieser Composition aus einer Mehrzahl von Segmenten in der zweiten Kopfhöhle nachzuweisen, nachdem einmal der richtige Gesichtspunkt der Beurtheilung gefunden ist. Wahrscheinlich wird dann auch meine Hypothese über die Natur von Ober- und Unterkiefer als ursprünglich geschiedener Kiemenbögen, sowie meine Deutung des Spritzlochknorpels als eines gleichfalls von Hause aus unabhängigen Kiemenknorpels in einem anderen und günstigeren Lichte betrachtet werden als bisher.

Über keine der Kopfhöhlen aber gewinnen wir jetzt eine klarere Auffassung als über die bisher sog. erste oder prämandibulare, und das ist auch nicht zu verwundern, da keine bisher so verschiedene Deutungen zu erfahren hatte. Man hat ihr ausschließlich dorsalen oder ausschließlich ventralen Charakter beigelegt; man hielt sie, wie die anderen, für gemischt; man sah in ihr das Ursegment, und man hielt sie nur für ein Sprossungsproduct des mandibularen Metamers. Es war eben mit ihr gar nicht fertig zu werden, und doch bildete sie, man kann fast sagen, den Schlussstein für jeden Versuch, das Verständnis der Metamerie des Kopfes auf solide Basen gründen zu wollen. Wie weit auch die Bereitwilligkeit der einzelnen Doctrinen in der Einräumung metamerischer Grundlagen für den Hinterkopf gehen mochte: für die vor der Ohrblase oder gar vor dem Munde gelegene Partie erwiesen sie sich meist skeptisch oder gar ironisch, und der Verfasser dieser Studien hat vielleicht durch nichts so sehr Anstoß erregt, als durch die 10. Studie, in der er die Hypothese zu begründen suchte, dass in dem Aufbau des gegenwärtigen Wirbelthierauges deutliche Spuren der Betheiligung von einer oder mehreren Kiemen zu erkennen seien.

Als wichtigstes Ergebnis des neuen Befundes für die Auffassung der prämandibularen Kopfhöhle stellt sich jetzt also heraus, dass sie eine beträchtliche Anzahl von Myotomen umfasst, und dass sie ihres Antheils an Cölomabschnitten durchaus nicht so verlustig gegangen ist,

wie früher angenommen ward. Wie viele Myotome resp. Metameren in sie aufgenommen sind, wird sich freilich nicht so leicht angeben lassen, auch werden sich wohl zahlreiche individuelle Schwankungen ergeben — überhaupt wird man wohl immer nur eine Minimalgrenze feststellen können. Aber zunächst ist das auch nicht von wesentlicher Bedeutung, obschon es ein anziehendes Beobachtungsproblem bilden wird, nachzuweisen, aus welchen Urwirbeln, eventuell aus welchen Cölomabschnitten die einzelnen Augenmuskeln hervorgehen.

Im Ganzen ist also Van Wijhe's Auffassung, abgesehen von der Zahl der Urmyotome, die richtigste gewesen, mein früherer Widerspruch gegen dieselbe war unberechtigt. Nicht ventrale oder dorsale Abschnitte stecken in den Augenmuskeln, sondern beide zugleich. Dass beiderlei Deutungen möglich waren, wird Niemand bestreiten wollen: Van Wijhe sah dorsale Abschnitte, weil damit der Oculomotorius als ventrale Wurzel verständlich ward, ich sah ventrale, weil mich die Gefäße des Auges schon seit zwanzig Jahren nicht von dem Gedanken abgehen ließen, dass ihr Zusammenhang mit den Carotiden, mit dem Spritzlochgefäße, mit der Glandula choroidalis und dem Pecten sich nur begreifen ließe, wenn sie als im Zusammenhange stehend mit ursprünglichen Kiemengefäßen angesehen würden.

Es fällt mir nun nicht ein, an dieser Stelle etwa von Neuem den Versuch zu machen, diese meine Hypothese über die Betheiligung von Kiemen an dem Aufbau des gegenwärtig existirenden Wirbelthierauges im Detail zu erweisen. Gerade weil ich mich schon so tief in diese Beziehungen hineingedacht habe, weiß ich sehr genau, welcher umfassenden, vorbereitenden Darlegungen es bedarf, um diese Hypothese für diejenigen Forscher assimilirbar zu machen, die sich noch auf dem, ich möchte sagen, prähistorischen Anschauungsboden der vergleichenden Anatomie nicht nur befinden, sondern sogar daselbst wohl befinden. Erst muss die Forschung sich noch mehr und immer mehr mit der Embryologie besonders des Selachierkopfes vertraut machen und sich von den Überlieferungen befreien, die durch Hand- und Lehrbücher noch fast ausschließlich propagirt werden. Nur anhaltender Beobachtungs- und Gedanken-Arbeit wird es gelingen, in diesem unsäglich complicirten Problemgewirr sichere Schritte vorwärts zu machen.

Ich muss desshalb von Neuem für mich das Recht in Anspruch nehmen, auch für die hier erwähnte Hypothese von der Phylo-

genese des Auges, von anfänglich fast dogmatischem Boden ausgehend, auf dem Wege der Analyse kritisch und kritischer zu werden und von jeder neuen, durch eigne oder durch fremde Arbeit erworbenen Errungenschaft für meine hier angedeuteten Auffassungen reformirenden Nutzen zu ziehen. Von dem Ineinandergreifen aller einzelnen Organsphären in Fragen dieser Art macht sich nur Der einen Begriff, der ein complicirteres phylogenetisches Problem in ernster Detailarbeit durchzuführen versucht hat; und war schon bisher der Kopf der Wirbelthiere das complicirteste aller dieser Probleme, so wird es fast mit jedem, einen wirklichen Merkstein der Erkenntnis bildenden Schritte noch complicirter.

Welche befruchtenden und aufklärenden Einflüsse für die Phylogenie des Auges sich aus der Erkenntnis ergeben werden, dass die sog. prämandibulare Kopfhöhle ein Multiplum von Metameren bildet, denen all die einzelnen Ingredientien eines typischen Metamers zukommen, das wird die weitere Arbeit lehren, deren Prüfung und Verdikt abzuwarten ist, ehe definitive Einsichten zu gewinnen sind. Dass aber die Gefäße, welche als Art. centralis Retinae und als Choroidalarterie den Kreislauf des Auges mit der Spritzlochvene und der Carotis interna in einen für alle Vertebraten typischen und äußerst merkwürdigen Zusammenhang setzen, in diesem Zusammenhange und in ihrer embryonalen Entstehung vielleicht besser begriffen werden können, wenn man sie als Exponenten vor dem Spritzloch gelegener früherer Kiemen auffasst — diese Meinung erfährt jetzt Bestätigung durch den Nachweis all der Metameren, welche vor dem Spritzloch gelegen sind und wahrscheinlich alle einstmals auch Antheil an der Branchiomerie und damit auch an der Angiomerie gehabt haben. Dass diese Gefäße nicht mehr eine separate Verbindung mit dem Conus arteriosus aufweisen, also darum auch von dem bisherigen Standpunkte der Vergleichenden Anatomie nicht als Kiemengefäße angesehen werden können, beruht wahrscheinlich auf Verhältnissen, welche der nächste Abschnitt, wenn auch nicht erweisen, so doch anschaulich und begreiflich machen wird.

5. Metamerie der Kiemengefäße.

Die Leser dieser »Studien« werden schon mehrfach meine Klage und Anklage vernommen haben, dass die bisherigen Phylogenetiker der Wirbelthiere so gut wie gar kein Gewicht auf die Gestaltung, Aus- und Umbildung des Gefäßsystems gelegt haben. Balfour wies

die Berücksichtigung desselben zur Entscheidung oder auch nur Beleuchtung der phylogenetischen Probleme von sich und GEGENBAUR entschuldigt sich sogar (Metamerie des Kopfes pag. 89), dass er einmal sagt, das Verhalten der Art. mandibularis und hyoidea entspräche seiner Deutung etc. Er meint: »die Gefäße sind viel zu veränderlicher Art, und nur die großen Stämme, wie es etwa noch die Kiemenarterien sind, kann man von bestimmtem Werth halten. Diesen sehr wenig conservativen Charakter der Blutgefäße scheint DOHRN nicht anzuerkennen«. Allerdings thut er das nicht und hatte schon Gelegenheit, GEGENBAUR eine kleine, von ihm freilich ignorirte Belehrung über den recht conservativen Charakter der Blutgefäße zu ertheilen bei Discussion über die Natur der Pseudobranchie der Knochenfische. Diese, von JOH. MÜLLER mit vollem Recht durch scharfsinnige Ermittlung der Blutgefäßbeziehungen als das Homologon der Spritzlochkieme gedeutet, war von GEGENBAUR ohne Angabe von Gründen für die Kiemendeckel- d. h. Hyoidkieme erklärt worden, und nachdem drei seiner Schüler nach den beliebten Methoden der »Vergleichung« auch erwiesen zu haben glaubten, dass GEGENBAUR Recht, JOH. MÜLLER Unrecht habe, konnte ich ontogenetisch feststellen, dass diese vermeintlichen Beweise eben nicht stichhaltig waren: die conservativen Blutgefäße standen der Sache im Wege, wie die 11. Studie zur Genüge darlegen und damit die Frage zu JOH. MÜLLER's Gunsten entscheiden konnte[1].

---

[1] Die Pseudobranchie der Knochenfische scheint eine Art »Pentagramma« für GEGENBAUR gebildet zu haben. Anders kann ich es wenigstens nicht verstehen, dass meine 11. Studie mit dem Titel »Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier« (7. Bd. 1886 pag. 128 ff.) von ihm gänzlich ignorirt wird. Und dies ist um so auffallender, als GEGENBAUR l. c. pag. 88 sagt: »Aus dem Gefäßsysteme geht nichts hervor, was für die DOHRN'schen Deutungen spricht.« [Meine Deutungen betrafen die Frage nach der Natur der vordersten, aus dem Conus arteriosus hervorgehenden Gefäße, resp. die um die Thyreoidea sich bildenden Laeunen.] »Die Arteria hyoidea wie die Art. mandibularis verhalten sich in Ursprung und Verlauf wie die übrigen Kiemenarterien. Es besteht auch, wie zu erwarten, keine Andeutung [?] einer Duplicität der Art. hyoidea. Das Verhalten dieser beiden Arterien entspricht vielmehr meiner Deutung [??], was natürlich von DOHRN ignorirt wird.« Ich empfehle zunächst das graziöse »natürlich«, welches GEGENBAUR hier »nicht entbehren kann«, den Kennern »hämischer Bemerkungen«, erlaube mir aber die bescheidene Anfrage, ob das Interdikt, durch welches Dr. ENGELMANN gezwungen ward, meine Schriften nicht mehr zu verlegen, sich auch auf die Lectüre derselben im GEGENBAUR'schen Laboratorium erstreckte? Da das Heft, welches die oben citirte Studie über die Pseudobranchie brachte, volle zehn Monate früher ausgegeben worden ist, als das-

Bei allem Conservativismus, der für die Gefäße um nichts größer oder kleiner ist. als für sämmtliche anderen Organe des Körpers, giebt es aber doch auch eine Grenze, welche von dem trivialen Satz

---

jenige, welches den Aufsatz GEGENBAUR's über die Metamerie des Kopfes etc. enthält, so könnte man erwarten, dass sie. wenn auch »natürlich« nur nebenbei, einige Berücksichtigung gefunden hätte. Sie enthielt verschiedene, nicht ganz unwesentliche Beiträge zur grundlegenden Bedeutung der Gefäße bei Beurtheilung morphologischer Fragen, zumal über die Natur der Spritzlochkieme und des Kopfkreislaufs.

Die Frage indess, ob die Lectüre meiner »Studien« im GEGENBAUR'schen Laboratorium verboten war, ist nicht etwa nur eine »hämische Bemerkung«, sondern sie ist mir förmlich aufgezwungen durch den mehr als auffallenden Umstand, dass Dr. F. MAURER, damaliger Assistent GEGENBAUR's, fast zwei Jahre nach der Publication meiner 11. Studie, in einem recht lesenswerthen Aufsatz unter dem Titel »Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern« (Morph. Jahrb. 14. Bd. 1888 pag. 175 ff.) sich der Mühe unterzogen hat, genau Das, was ich über die Entwicklung und Bedeutung der vordersten Arterienbögen bei Forellenembryonen in jener Studie zu Tage gefördert hatte, **nochmals** zu entdecken, ohne auch nur mit einem einzigen Worte meiner 11. Studie zu gedenken, und ohne einen weiteren Unterschied in unseren Resultaten, als dass MAURER über die ventralen Gefäßverbindungen, resp. die Ablösung derselben vom Conus arteriosus noch einen Schritt weiter ging als ich, über die dorsalen aber einen Schritt zurückblieb. Dass gerade diese Studie in Heidelberg so ganz unbekannt geblieben ist, muss auf einer merkwürdigen Fügung des Zufalls beruhen, unter dessen Wirkungen auch wohl gerechnet werden muss, dass MAURER auch bis heute keine Gelegenheit gefunden hat, seine Unterlassungssünde zu rechtfertigen, zumal er sich am Schluss seines Aufsatzes genöthigt sieht, zuzugestehen (l. c. pag. 217), »dass die Pseudobranchie der Teleostier homolog ist der Spritzlochkieme bei Selachiern und Ganoiden.« Die Krone der Naivetät aber ist es, dass er hinzusetzt: »*Dies war aber aus den seitherigen Angaben Dohrn's noch nicht erwiesen.* Der wesentliche Grund dieser Homologisirung liegt darin, dass eben die Pseudobranchie der Teleostier nicht von der eigentlichen Hyoidarterie versorgt wird, sondern von einem vor derselben liegenden Gefäßbogen, der Arteria hyo-mandibularis, die dem Zungenbein- und Kieferbogen angehört, jedenfalls den vordersten der sechs Gefäßbogen bei Teleostiern darstellt.« Erstlich war die Homologie bereits erwiesen, und nicht nur durch mich, sondern vor 60 Jahren bereits durch JOH. MÜLLER, und zweitens ist der wesentliche Grund dieser Homologisirung gerade von mir in diese Gefäßbeziehung gelegt worden im ausdrücklichen Widerspruch gegen die frühern GEGENBAUR-MAURER'schen gänzlich haltlosen Argumentationen mit der Anlagerung der Pseudobranchie an das Hyomandibulare. Es wäre also besser gewesen, MAURER oder sein Lehrer hätten ihren Rückzug nicht durch Redensarten, wie die obige, von mir cursiv gedruckte, zu maskiren gesucht, zumal das Ignoriren meiner 11. Studie, über welche beide Jahresberichte, sowohl der HOFFMANN-SCHWALBE-sche, als der von der Zool. Station herausgegebene, längst ausführlich berichtet

gegeben ist: »ultra posse nemo obligatur«. Wir haben in dieser Studie bereits gelernt, wie wenig conservativ die Myomerie und die Neuromerie im Vorderkopf sich zeigen, haben also gar keinen Grund anzunehmen, dass die Angiomerie conservativer sei. Wir dürfen nur beanspruchen, dass der Conservativismus der Gefäße uns erlaube, aus dem gegenwärtigen Verlaufe derselben einen früheren zu erschließen, der im Einklang mit den theils nachgewiesenen, theils erschlossenen, theils postulirten Verhältnissen des Urzustandes der Wirbelthiere sei, wie wir ihn voraussetzen und auf dem Wege der kritischen Quellenstudien zu erweisen trachten.

Es wäre nun freilich am wünschenswerthesten, wenn ich zunächst den thatsächlichen Befund meiner Untersuchungen über die Gefäßbildung am Kopfe der Haie und Rochen hier zur Darstellung brächte. Leider sind die Abbildungen für diese Arbeit nicht fertig geworden, und ich kann sie zunächst auch nicht fertig stellen. Vielleicht aber hat es auch sein Gutes, dass ich die Studie über die Carotiden, welche bereits einige Jahre alt ist, so wie sie im Manuscript vor mir

---

hatten, ehe MAURER's Arbeit erschien, unter allen Umständen eine nähere Aufklärung erfordert.

Was dann aber die von GEGENBAUR behauptete, von mir aber »natürlich ignorirte Deutung« der Art. hyoidea und mandibularis anlangt, so ist es sehr lehrreich, damit zu vergleichen, was derselbe MAURER über diese beiden Gefäße sagt (l. c. pag. 213): »Wir dürfen im vordersten Aortenbogen nicht einfach einen den übrigen Aortenbogen serial homologen Aortenbogen erblicken, sondern müssen durch Vergleichung mit dem Verhalten der ersten Aortenbogen bei anderen Vertebraten festzustellen suchen, ob wir in diesem Gebilde nicht eine Kommissur zwischen ventralem Herzen und dorsaler Aorta vor uns haben, welche phylogenetisch älter ist, als die hinteren Aortenbogen.« Gewiss hat MAURER mehr Recht, den vordersten Aortenbogen als ein Ding *sui generis* zu behandeln, als GEGENBAUR, der von einem Unterschied dieses Arterienbogens gegenüber den hinteren nichts wissen will. Aber mit der einfachen Annahme einer »Commissur« kommt die Sache auch nicht zu Ende, vielmehr will ich hier schon andeutungsweise aussprechen und an anderer Stelle den Nachweis liefern, dass die ganze, bis über die Einmündung der hinteren Hyoidvene reichende ventrale Partie der sog. Spritzlocharterie in der That den vordersten Theil der ventralen Längsgefäße darstellt, welche als Urvenen die ersten Gefäße des Wirbelthierkörpers bilden, als Venae subintestinales am hinteren Theil des Körpers verlaufen, als Endocardium im Herzen zusammengefasst werden und als Conus arteriosus daraus wieder hervorgehen. (Ich schließe mich hier den Ausführungen P. MAYER's an.) Die Spritzlocharterie ist also kein Arterienbogen von Hause aus, sondern die vorderste Partie des ursprünglich doppelten Conus arteriosus. Wie diese Partie sich zu den übrigen Kopfgefäßen verhält, behalte ich mir vor, später darzulegen.

liegt, zum Abdruck bringe, die erforderlichen Abbildungen aber auf eine erneute Bearbeitung verschiebe, welche, von dem jetzt sicherer gewordenen Boden aus, mit mehr Vortheil auch auf die frühesten Formen der Blutgefäße eingehen kann.

(Was jetzt folgt bis pag. 417, ward bereits im Jahre 1885 niedergeschrieben.)

A. Allgemeine Bemerkungen über den Kopfkreislauf.

Bei der Erwägung des centralen Blutlaufsystems der Wirbelthiere muss vor Allem der Umstand auffallen, dass nicht nur das Herz eine so zu sagen zufällige Lagerung gefunden hat, sondern dass auch in der Disposition der großen Arterien und Venen eine seltsame Systemlosigkeit herrscht.

Von welchem vermuthlichen Vorfahren man auch die Wirbelthiere herleiten mag, von segmentirten, annelidenartigen Formen, oder von unsegmentirten aber lang ausgezogenen Würmern, von *Amphioxus*-ähnlichen Cephalochordaten oder von Tunicaten oder gar vom *Balanoglossus* — immer trifft man auf die Schwierigkeit: wie ist das Herz der jetzigen Vertebraten zu seiner centralisirten Gestalt und zu seiner Lage an der Grenze der Brust- und Bauchhöhle gekommen?

Diese Frage ist offenbar von früheren Autoren nicht in ihrer ganzen Schwere gefühlt worden, sonst wäre sie wohl öfter gestellt und vor Allem nicht mit der ziemlich wohlfeilen Antwort bedacht worden: das Herz habe sich aus dem allgemeinen Gefäßsystem, das contractil angenommen wird, »differenzirt«. Die auffallende Ontogenese des Herzens hätte Anlass dazu bieten können, bei einer solchen Annahme nicht stehen zu bleiben, vielmehr das Problematische der Frage stärker hervorzuheben. Dass mit dem Hinweise auf das Herz der Tunicaten in meinen Augen nichts gewonnen ist, geht aus meiner Auffassung des genealogischen Verhältnisses derselben zu den Fischen von selbst hervor; aber auch die ältere Anschauung hat (vgl. Van Beneden & Julin, Morphologie des Tuniciers pag. 409 ff.) sich gedrängt gesehen, die Homologie des Herzens der Tunicaten und Vertebraten zu leugnen — meines Erachtens freilich mit Unrecht. Diejenige Auffassung aber, welche Würmer und speciell annelidenartig segmentirte Geschöpfe als Vorfahren der Wirbelthiere betrachtet, hat zu dem hier angeregten Probleme, so weit ich sehen kann, noch keine Stellung genommen: ich selbst habe sowohl im »Ursprung der Wirbelthiere« als auch in den bisher veröffentlich-

ten »Studien« es sorgfältig vermieden, auf diese Frage einzugehen, und bin auch jetzt nicht geneigt, sie zu erörtern.

Daran hindert mich die Überzeugung, dass einer solchen Erörterung Ermittelungen über verschiedene Theile des Gefäßsystems vorausgehen müssen, die bisher eben nicht angestellt waren. In den früheren »Studien« sind mehrere solcher Fragen behandelt worden, besonders hat die 11. Studie, wie ich hoffe, gezeigt, wie wichtige Verhältnisse noch einer grundlegenden Klärung bedürfen, ohne welche jede Behandlung der Frage nach der Phylogenese des Herzens verfrüht erscheint.

Wie die Gefäßverbindungen der Pseudobranchie, so sind nun auch die Verhältnisse der Carotiden eines jener Gebiete, auf denen es an jeder zusammenhängenden Arbeit fehlt. Beschreibungen des Verlaufes der Carotiden in den einzelnen Ordnungen der Wirbelthiere besitzen wir zwar zahlreich genug, auch sind durch RATHKE's berühmte Arbeit über die Aortenbögen der Saurier entwicklungsgeschichtliche Grundlagen über die Beziehungen und Umwandlungen derselben gegeben, deren Werth allgemein anerkannt wird. Aber die Aortenbögen der höheren Wirbelthiere sind selbst erst verständlich durch Reduction auf die der Fische — das grundlegende Problem besteht jedoch eben in der Reduction des Carotidensystems der Fische auf frühere Zustände. Dabei fehlt es uns aber an dem materiellen Substrat, und wir sind darauf angewiesen, aus der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der verschiedenen Abtheilungen der Fische selbst durch Schlüsse von mehr oder minder gewagter Art dies Substrat zu construiren, das Gebiet der Hypothese zu beschreiten. Auf dieses Gebiet begebe ich mich nun mit dem vollen Bewusstsein des Wagnisses, aber auch mit dem Muthe, der sich nicht scheut, die traditionellen Auffassungen für das zu nehmen, was sie sind: nämlich für Hypothesen, deren logischer Werth dadurch nicht wächst, dass sie jahrelang docirt und ohne ernstliche Prüfung als geltend angesehen werden.

Wo es sich bisher um die Darstellung der Carotiden handelte, da kann man fast ausnahmslos lesen, dass, nachdem die Branchialgefäße beider Seiten sich über dem Schlunde vereinigt haben, sie Gefäße an den Kopf abgeben, deren weitere Vertheilung dann eben das Carotidensystem bildet.

In dieser Ausdrucksweise ist bereits der Fundamentalirrthum enthalten, welcher eine richtige Auffassung der morphologischen Be-

ziehungen und phylogenetischen Grundlagen des Carotidensystems verhindert.

Es ist nicht richtig, dass die aus dem Zusammenfluss der Branchialbögen hervorgehenden Stämme Gefäße an den Kopf abgeben. Die Gefäßbahnen des Kopfes sind vielmehr ebenso ursprünglich, sogar ursprünglicher, als die Branchialbögen und die aus ihnen resultirenden Stämme. Wie man sich die Arterienbögen nicht ohne die Aorta vorstellen kann, so darf man auch nicht daran denken, die Carotiden als etwas Secundäres zu betrachten, und sie aus den Arterienbögen oder der Aorta nachträglich hervorgehen zu lassen.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass von Anfang an unter der Chorda zwei große Längsstämme verlaufen, die jeweils früher oder später hinter der Glossopharyngealspalte zu einem großen unpaaren Stamme verschmelzen, zur Aorta, während vor dieser Spalte sie getrennt bleiben — die sog. Carotides posteriores — und nur an einer Stelle, unter der Hypophysis, am Abschluss des sog. Circulus cephalicus, wieder verschmelzen, um dann noch einmal als Carotides internae oder cerebrales aus einander zu weichen oder vielmehr getrennt zu bleiben.

Vom Schwanze bis über den Opticus hinaus muss man also die ursprünglichen großen Längsgefäße als einheitliche Bildung auffassen, welche die von der menschlichen Anatomie ausgehende Terminologie mit so viel verschiedenen Namen belegt hat. Ein Gegensatz in der ursprünglichen Anlage dieser beiden Gefäße in den verschiedenen Regionen des Körpers besteht nicht — dieselben durchziehen in gleicher Weise den Kopf, den Rumpf und den Schwanz, und ihre gleichmäßige Anlage lässt annehmen, dass sie aus phylogenetischen Perioden herstammen, in denen wegen der geringen Differenzirung des aus gleichwerthigen Metameren bestehenden Körpers eine solche Trennung in Regionen überhaupt noch nicht bestand.

Wenn nun aber doch nicht nur die Terminologie derlei Unterschiede stabilirt hat, sondern auch die Richtung des Blutlaufs innerhalb dieser Gefäßstämme eine verschiedene ist, so drängt sich die Frage auf, wodurch diese Differenz hervorgerufen sei? Denn das ist gerade der Unterschied zwischen dem Carotiden- und dem Aorten-System, dass im ersteren die Richtung des Blutstromes nach dem Kopf, im letzteren nach dem Schwanz zu geht.

Es ist leicht zu antworten, dass selbstverständlich die vorderen Branchialarterien das Blut gegen den Kopf zu treiben mussten,

während die hinteren es in den Rumpf und Schwanz leiteten, weil bei der Lage des Herzens, des Centralorgans, das weder an dem einen noch an dem anderen Pole des Körpers gelegen sei, eine einheitliche Blutstromrichtung nicht eingeführt werden konnte. Entweder der Kopf oder der Rumpf und Schwanz wären sonst ohne directe Blutversorgung geblieben.

Eine solche Antwort wäre aber nur eine Petitio principii. Es ist ja eben ein Stück des Problems über Natur und Lage des Herzens, dessen Lösung wir durch die Ermittlung des Ursprungs der Differenzirung des Arteriensystems in Carotiden und Aorta vorbereiten wollen, das zu dieser Frage führt. Wir würden also nur ein Unbekanntes auf ein anderes zurückgeführt haben, wenn wir keine andere Antwort fänden.

Wäre nämlich die Einrichtung, welche das Blut aus einigen Branchialarterien nach dem Kopf, aus den anderen an den Rumpf und Schwanz befördert, eine ursprüngliche, so müsste man sich darüber wundern, dass die entsprechenden Gefäßbahnen nicht andere, die Lage des Herzens nicht eine angemessenere sei.

In der 11. Studie habe ich schon auf die merkwürdigen Verbindungen aufmerksam gemacht, welche aus dem Conus arteriosus zu der Spritzlochkieme oder Pseudobranchie führen, deren Vene ebenso wie die Aorta aus einer Mehrzahl von Arterienbögen ihr Blut erhält, während sie doch nur ein ausführendes Gefäß aufweist, das zu den Carotiden gerechnet wird.

In der vorliegenden Studie werde ich ein ebenso merkwürdiges Verhältnis behandeln, auf welches bisher nur Hyrtl hingewiesen hat, nämlich auf das dauernde Bestehen einer centralen Communication zwischen der Carotis posterior und den Aortenwurzeln der zugehörigen Seite.

Dies Verhältnis erinnert lebhaft an ein ähnliches, welches Rathke bei den Lacertiliern nachgewiesen hat. Bei diesen bleibt nämlich, Rathke zufolge, eine Anastomose zwischen drittem und viertem Gefäßbogen der primitiven Aortenwurzeln bestehen. Die vor dem dritten befindlichen Gefäßbögen gehen in die Carotis interna über, die hinter dem vierten liegenden zur Aorta. Es wäre nun interessant, zu wissen, ob der Blutstrom im dritten Bogen sich sowohl in das Carotiden- wie in das Aortensystem begiebt, oder ob er im vierten sich theilt; der Analogie nach müsste man annehmen, der dritte übernähme diese doppelte Versorgung, da bei den meisten Reptilien, den Vögeln und Säugethieren die Anastomose zwischen

drittem und viertem Gefäßbogen obliterirt (vgl. Rathke l. c. pag. 56, Taf. 6 Fig. 7—10).

Was also bei den Reptilien zwischen drittem und viertem Gefäßbogen sich ereignet, das wiederholt sich zwischen zweitem und drittem bei den Selachiern, und damit die Parallele vollständig werde, giebt es auch bei den Selachiern dieselben Verschiedenheiten wie bei den Reptilien: die eigentlichen Haie behalten die Anastomose zwischen Carotis posterior und Aortenbogen zeitlebens, die Rochen verlieren sie schon sehr frühzeitig im Embryonalzustande, wie weiter unten dargethan werden wird.

Wenn aber, wie aus dem Obigen folgt, der Indifferenzpunkt zwischen den beiden Stromgebieten — so zu sagen die Wasserscheide des Carotiden- und Aortensystems — bei den Reptilien und allen höheren Wirbelthieren zwischen drittem und viertem Bogen gegeben ist, bei den Selachiern aber (und auch bei anderen Fischen) zwischen zweitem und drittem, so folgt hieraus schon von selbst, dass es kein uranfänglich bestimmter Punkt sein kann, der die beiden Gefäßläufe scheidet. In der genealogischen Reihe zwischen Fischen und Reptilien muss bereits ein Übergreifen des Carotidengebietes auf den dritten Gefäßbogen stattgefunden haben, sonst könnte er eben nicht bei den höheren Vertebraten völlig in das Gebiet derselben übergetreten sein.

Damit ist aber ein wichtiges Präcedens gegeben, das wir nun auch weiter anwenden dürfen. Wenn bei den höheren Vertebraten die Grenze beider Systeme zwischen drittem und viertem Bogen, bei den Fischen zwischen zweitem und drittem besteht, so sollte die Frage wohl nicht eine müßige sein, ob bei den Vorfahren der Fische die Grenze nicht noch weiter nach vorn gelegen habe? Ja die noch einschneidendere Frage taucht auf, ob überhaupt eine Scheidung von Carotiden- und Aortensystem bei noch weiter zurückliegenden Vorfahren der Fische bestanden habe?

Wenn wir die Umkehr der Richtung des Blutstromes in dem an den Glossopharyngeusbogen stoßenden Stück des primitiven Aortenstückes verwirklicht finden, wenn wir ferner aus dem Vorhandensein des von Hyrtl sog. ersten Aortenbogens der Haifische schließen dürfen, dass auch einstens — falls nicht noch heut zu Tage, was sich vielleicht noch nachweisen ließe — aus der Carotis posterior, d. h. also aus der Hyoidvene, ein Theil des Blutes in die Aorta gerieth — was hindert uns anzunehmen, dass auch die Spritzlochvene einstens

ihr Blut nach hinten abgab, d. h. also durch das ganze, heut zu Tage Carotis posterior genannte Gebiet des primitiven Gefäßstammes in die Aorta beförderte?

Freilich bliebe dann der Kopf ohne Blut, falls wir nicht annehmen dürften, dass die aus der Spritzlochvene hervorgehende Art. ophthalmica magna eine andere Verästelung gehabt, als heut zu Tage. Dazu liegt kein Grund vor; wenigstens die Veränderungen, die wir annehmen müssten, um aus diesem Gefäße die sämmtlichen Theile des Kopfes versorgen zu lassen, wären rein willkürlich und schon darum unwahrscheinlich, weil wir aus keinem anderen der Arterienbögen zwischen Conus arteriosus und Aorta oder aus Hauptstämmen der Carotiden Zweiggefäße als Körperarterien hervorgehen sehen.

Diese Annahme müsste also wohl scheitern — eine Eventualität ausgenommen. Diese eine Eventualität aber wäre, dass auch die Spritzlochgefäßbahn nicht der von Hause aus vorderste Gefäßbogen gewesen wäre, sondern dass bei den Vorfahren der Fische vor ihm noch Arterienbögen bestanden hätten, welche Blut aus dem Conus arteriosus zu den großen Gefäßstämmen geleitet hätten, die als Carotis interna, Carotis posterior und Aorta von Hause aus den ganzen Körper, vom Kopf bis zum Schwanz durchzogen.

Die traditionelle Auffassung der Wirbelthiermorphologie und -Phylogenese macht natürlich vor einer solchen Annahme ohne Weiteres Kehrt. Für sie ist an die Bildung von Arterienbögen vor dem Spritzlochgefäß nicht zu denken, der jetzige Wirbelthiermund ist die Grenze zwischen Bauch und Rücken — was vor ihr liegt, ist dorsal, was hinter ihr, ventral.

Die von mir vertretene Hypothese aber erlaubt durchaus die Annahme, dass auch vor dem Munde Arterienbögen bestanden haben können, welche Blut aus dem Conus arteriosus in die jetzt Carotiden genannten Hauptstämme des Kopfes leiteten, welches Blut dann natürlich in diesen Hauptstämmen dieselbe Richtung einschlug, die es jetzt in der Aorta hat, d. h. vom Kopfe schwanzwärts.

Meiner Hypothese zufolge ist der gegenwärtige Mund der Wirbelthiere aus einem oder mehreren Paaren median verschmolzener Kiemenspalten entstanden. Diese Hypothese setzt also einen Zustand voraus, in welchem die den jetzigen Mund bildenden Kiemenspalten nicht verschmolzen waren. Weitere Folgerungen müssen dann auch sowohl für die Thyreoidea wie für die Hypophysis eine bilaterale Ausbildung bedingen, so dass eine mittlere Bahn zwischen ihnen gewonnen wird, auf welcher der Conus arteriosus ungehindert

seinen Lauf nach vorn fortsetzen konnte. Er würde dann also durch die schmale Brücke nach vorn gegangen sein, welche zwischen den die spätere Mundöffnung vorbildenden Kiemenspalten ventral bestehend gedacht werden muss, würde die paarige Hypophysisspalte durchzogen haben und noch andere, eventuell als präorale Kiemenspalten zu deutende Bildungen rechts und links neben sich haben liegen lassen.

Wo seine vordere Grenze vermuthet werden muss, das wollen wir hier einstweilen nicht erörtern — ist mit dem Vorstehenden doch schon des Problematischen genug gegeben. Als nothwendige Ergänzung eines so weit nach vorn ausgedehnten Conus arteriosus muss aber angenommen werden, dass von diesem früher bestanden habenden vorderen Laufe des Conus eine Anzahl Arterienbögen ausgegangen seien, welche sich, wie die noch jetzt bestehenden, nach ihrer Verzweigung in den gleichfalls vorausgesetzten oralen und präoralen Kiemen wieder als Aortenbögen in die jetzt die Carotidenstämme bildenden subchordalen großen Centralgefäße ergossen und darin eben den rückläufigen Blutstrom begannen. Durch die Annahme dieser präoralen Arterienbögen wäre dann in der That die Möglichkeit geboten, die Spritzlochgefäße von der Aufgabe zu entbinden, ihr Blut nach dem Kopfe zu entsenden, statt wie die auf sie folgenden hinteren Bögen nach dem Rumpfe zu.

Wer bisher der Darlegung meiner Gesammthypothese gefolgt ist, wird in den voraufgehenden Annahmen nichts Merkwürdiges oder Unerwartetes finden: sie bilden nur einen Theil der Folgerungen, die mit der Annahme verbunden sind, dass der gegenwärtige Mund aus Kiemenspalten resultire, und dass früher ein anderer Mund bestanden haben müsse (vgl. Ursprung d. Wirbelthiere pag. 3—5).

Aber nicht Jeder bemüht sich, eine allgemeine Hypothese sofort in alle ihre Consequenzen auszudenken, noch Wenigere aber sind geneigt, die langsame Arbeit mitzumachen, die in der sorgfältigen Analyse all der einzelnen Unterhypothesen besteht, welche nothwendigerweise aus der Gesammthypothese sich ergeben.

Es ist recht eigentlich die Aufgabe dieser »Studien«, diese Arbeit durchzuführen, und ich erinnere an die Worte, welche ich in der Einleitung zur 4. Studie aussprach, »dass nur diejenige Hypothese, welche Chorda, Segmentalorgane, Kiemen, Auge, Ohr, Nase, Mund, After, Flossen etc., kurz den ganzen Körper bis in seine feinsten Ausgestaltungen mit gleicher Sorgfalt behandelt und auf einfachere Grundlagen reducirt, — dass nur eine solche überaus umfangreiche Arbeit als dem gewaltigen Problem adäquat betrachtet werden darf,

— und dass zu einer solchen Behandlung desselben die vorliegenden Studien sich anschicken« (pag. 103).

Von der 4. Studie, in der ich diese Worte aussprach, bin ich nun bis zur 13. vorgedrungen, und billige Beurtheiler werden mir zugestehen, dass der bisher zurückgelegte Weg nicht erfolglos für die Wissenschaft gewesen ist. Ob er aber das Punctum saliens getroffen und die Frage nach der Natur des Wirbelthiermundes der Lösung näher geführt hat, die in jener Hypothese ausgesprochen wurde, ist eine Frage, deren Beantwortung wohl einstweilen auszusetzen ist. Es wird Niemand, der die bisherigen »Studien« aufmerksamer Lectüre gewürdigt hat, entgangen sein, dass kaum eine von ihnen irgend Etwas dem definitiven Abschlusse zugeführt hat. Was auch in ihnen an factischen Ermittelungen geboten, wie viel vermeintlicher Besitz der Wissenschaft als illusorisch nachgewiesen, wie viele bisher übersehene Beziehungen aufgedeckt worden sind — keine hat die Verantwortlichkeit auf sich zu laden vermocht oder gesucht, die Grundhypothese als bewiesen zu erklären, jede hat vielmehr nur danach gestrebt, einer Betrachtung des Wirbelthierkörpers die Wege zu ebnen, welche sich auf diese Grundhypothese stützt. Erst wenn diese Tendenz zu einem gewissen Abschluss gediehen ist, wenn die verschiedenen Regionen des Körpers und die wichtigsten Organe in möglichster Gleichmäßigkeit behandelt und kein unlösbarer Widerspruch zwischen Annahme und Befund aufgedeckt ist — erst dann kann die Grundhypothese füglich als durchgeführt gelten, erst dann kann deducirend vorgegangen werden. Damit hat es aber noch gute Weile.

Von solchen Deductionen wesentlich verschieden sind aber die nachfolgenden, die sich die Aufgabe stellen sollen, klar zu machen, welche Folgen für die Blutgefäße des Wirbelthierkopfes sich ergeben müssten, wenn auf einer phylogenetisch früheren Stufe wirklich der Conus arteriosus der Länge nach durch einen Isthmus nach vorn verlief, der den Mund in zwei oder mehr seitliche Kiemenspalten theilte, die Thyreoidea in zwei oder mehr seitliche entodermale Kiemensäcke schied und die bilaterale Hypophysis ebenso wie andere präorale Bildungen mit Arterienbögen versorgte. Diese Deductionen sind nur darauf gerichtet, die Prüfung der Hypothese anzubahnen, nicht sie als bewiesen anzusehen.

Stellt man sich vor, dass in dem gegenwärtig functionirenden Conus arteriosus der Selachier eine Unterbrechung in der Region zwischen der dritten und vierten wirklichen Kiemenspalte stattfände,

und dass sogar die dritte Kiemenspalte beider Seiten ventralwärts verschmölze — was würden die Consequenzen für den Blutlauf sein?

Bei der Beantwortung, die natürlich nur eine annähernde sein kann, müsste vor Allem berücksichtigt werden, dass eine derartige Verschmelzung eines Paares Kiemenspalten nur als die Folge eines langsam fortschreitenden Processes zu denken ist. Jeder plötzliche Eingriff würde eine Läsion vorstellen und nur zerstörende Folgen haben.

Ein langsamer Annäherungsprocess der beiden Kiemenspalten ventralwärts würde sich nur verstehen lassen, wenn die Spalten schon vor ihrer Verschmelzung besondere Größe erreichten, eventuell sogar erst mit anderen derselben Seite verschmolzen, um jederseits eine größere Öffnung zu erzeugen. Eine solche größere Öffnung könnte dann neben der Function, Wasser zu Athmungszwecken an den Kiemenblättern vorbeistreichen zu lassen, mit diesem Wasser auch Organismen in das Innere des Schlundes befördern und damit eben die functionellen Entwickelungen anbahnen, die schließlich aus ihnen einen neuen Mund schüfen.

Nähern sich aber die ventralen Theile der Kiemenspalten beider Seiten einander, so können sie das nur durch allmähliche Reduzirung derjenigen Theile thun, welche in dem zwischen ihnen gelegenen ventralen Isthmus sich vorfinden, also der Muskeln, etwaiger Skelettheile und Gefäße, die normalerweise dort verlaufen. Das normalste dieser Gefäße wäre aber der Conus arteriosus: derselbe müsste also allmählich seinen Durchmesser verringern. Mit dem verringerten Durchmesser könnte er aber nicht mehr seiner Function völlig genügen: es würde ein verringertes Quantum Blut durch ihn nach vorn gelangen, und um diesen Mangel auszugleichen, müsste allmählich eine Veränderung in der Richtung des Blutlaufs des Arterienbogens vor der vierten Kiemenspalte eintreten: statt in das Aortensystem müsste derselbe also in das Carotidensystem eingehen. Dass ein solches Postulat nichts Widersinniges einschließt, beweisen die Verhältnisse der höheren Wirbelthiere, wo thatsächlich solche Umkehrungen in der Richtung des Blutlaufes stattgefunden haben.

Wenn auf solche Weise für Ersatz des Blutes im Kopf gesorgt wäre, so müsste die geringere Blutmenge, welche durch den eingeengten Conus in die vor der dritten Spalte verlaufenden Arterienbögen gelangte, auch eine Veränderung dieser Bögen zu Tage fördern. Die nächste Veränderung könnte die sein, dass die Kiemenblättchen, welche von diesen Bögen versorgt werden, an Zahl und

Größe sich rückbildeten. Mit der Rückbildung der Kiemenblättchen, die natürlich auch die hintere Reihe der zweiten Kiemenspalte beträfe, da sie von demselben Arterienbogen versorgt wird, könnte auch diese Spalte sich verkleinern, die sie umgebenden Theile, Muskeln, Skeletstücke etc. also auch verändert werden, wie? und in welchen Verhältnissen? ließe sich natürlich a priori nicht feststellen, da zu viele Möglichkeiten sich bieten.

Ginge der Process, auf diese Weise eingeleitet, nun aber weiter, so kämen wir bald an einen Zustand, in dem wenig oder gar kein Blut mehr durch den sich immer mehr verengernden Conus in das Gebiet des dritten Kiemenbogens gelangte, also auch keines mehr in die von ihm versorgten Arterienbögen geleitet würde. Was würde aus diesen Bögen? Zunächst möchte man sagen, sie gehen zu Grunde. Aber die Vis inertiae, organisch Erblichkeit genannt, würde nach wie vor in der embryonalen Entwicklung diese Gefäße in Verbindung mit dem Conus und dem primitiven Aortagefäß anlegen, und wenn allmählich die Obliteration des Conus stattfände, würde das im vierten Arterienbogen jetzt kopfwärts sich bewegende Blut von der Aorta oder Carotis, also vom Rücken her in den dritten Arterienbogen eindringen und aus ihm statt eines Kiemengefäßes vielmehr eine Körperarterie bilden, welche oxydirtes statt zu oxydirenden Blutes empfinge. Und da die Kiemenblättchen zu Grunde gegangen sind, aber die den Arterienbogen begleitenden Venenstämme, nutritiven Gefäße etc. doch auch als Lacunen immer noch embryonal vorgebildet werden, so könnte es leicht geschehen, dass diese neue Arterie zumal an ihrem ventralen, obliterirten Ende eine neue peripherische Ausbreitung erwürbe, die mit den sie umgebenden, gleichfalls in Function und Structur veränderten Theilen correspondiren müsste. Und je länger dieser Zustand der Dinge anhielte, um so mehr selbständige Veränderungen würden diese, ursprünglich als Arterienbogen angelegte, schließlich aber zur Körperarterie gewordenen Gefäße aufweisen.

Gesetzt nun aber, in der embryonalen Entwicklung werde allmählich die ursprüngliche Verbindung mit dem Conus gar nicht mehr angelegt, das vordere Stück des Conus überhaupt nicht mehr gebildet — wie könnte man dann überhaupt noch auf den Verdacht kommen, in dieser Körperarterie einen ursprünglichen Arterienbogen vor sich zu haben? Fiele damit nicht jede Möglichkeit hinweg, diese der Annahme nach wirklich als Arterienbogen entstandene Arterie als solche aus ihrem Verlaufe und ihrer Vertheilung wieder

zu diagnosticiren? Ich denke: Nein! Erstlich wird ein wesentliches Kriterium für die Natur eines solchen präoralen Gefäßes immer noch in seiner frühen Anlage gefunden werden dürfen, dann wird vor Allem der Umstand ins Gewicht fallen, dass die Abgangsstelle eines solchen Gefäßes von den primitiven Aorten- oder Carotidenstämmen so gelegen ist, um darin einen ehemaligen Arterienbogen wieder erkennen zu können. Diese großen Gefäße haben sehr bestimmt normirte Verzweigungen, wie wir weiter unten noch näher erörtern werden, und was auch ihre bei den höheren Wirbelthieren und bei den ausgewachsenen Fischen bestehenden Beziehungen zu den von ihnen versorgten Bezirken sein mögen, im Embryo legen sie sich nach einem verhältnismäßig sehr regelmäßigen Schema an. Weiterhin aber müssen auch die Lagerungsverhältnisse ins Gewicht fallen, die sie gegenüber den embryonalen Muskelanlagen, den Ganglien und Hauptnervenstämmen, den knorpligen Skelettheilen etc. festhalten, deren Reduction auf primitiv-metamerische Verhältnisse freilich annähernd durchgeführt werden muss.

Wenn, um auf das vorhergehende Paradigma zurückzugreifen, z. B. die Kiemenarterie des Glossopharyngeusbogens ihre Verbindung mit dem Conus arteriosus aufgäbe und statt das Blut aus ihm dorsalwärts zu befördern, es vielmehr ventralwärts aus den Carotiden an die Peripherie brächte, so würde dieser Functionswechsel zunächst weder die Einmündungsstelle der Arterie in die Aorta, noch ihre Hauptlagerungsbeziehungen zu den Nerven, Muskeln und Knorpeln des Glossopharyngeusbogens beeinflussen und verändern. Es wäre freilich denkbar, dass allmählich neue Verbreitungsbezirke des Gefäßes Platz griffen, dass secundäre Verbindungen mit anderen Gefäßen einträten und auf diese Weise bisherige Hauptstämme zu Ästen und Zweigen, bisherige Äste und Zweige aber zu Hauptstämmen würden — aber es wäre doch vielleicht möglich, bei genauer und vorsichtiger Vergleichung vieler Gruppen auch solchen nachträglichen Veränderungen auf die Spur zu kommen und bestimmte Kriterien für die phylogenetische Geschichte des ganzen Processes aufzudecken.

Auf die vorstehenden Betrachtungen Rücksicht nehmend, könnte ich nun versuchen, die Verhältnisse des Carotidensystems der Haifische unter Zugrundelegung der Hypothese von der Kiemenspaltennatur des Mundes einer erneuten Prüfung zu unterwerfen. Aber diese Prüfung erfordert zugleich die Berücksichtigung eines weiteren Blutgefäßsystems, welches sowohl dem Carotiden-, wie dem Aortensystem angehört und in meinen bisherigen Darstellungen völlig über-

gangen ward. Diese Lücke muss erst ausgefüllt werden, ehe die Weiterführung des phylogenetischen Problems mit Vortheil geschehen kann. Ich wende mich also jetzt in meiner Darstellung zu dem System der Vertebralgefäße.

B. Über das System der Vertebralarterien.

Wie über das Carotidensystem in der Litteratur kaum mehr als vereinzelte Bruchstücke von Beschreibungen existiren, so auch über das der Vertebralarterien. Und doch gehören auch diese letzteren ihrem Ursprung und ihrem Verlaufe nach offenbar den fundamentalen Einrichtungen des Wirbelthierkörpers an, deren genaue Kenntnis und Erkenntnis sehr wesentlich für sein phylogenetisches Verständnis werden muss.

Das Auftreten der Vertebralarterien im Haifischembryo geschieht etwas später als die Bildung der Kiemengefäße, Carotiden und Aorta. Ich finde die ersten deutlichen Spuren derselben bei Embryonen von *Pristiurus* von 13 mm Länge, bei *Scyllium canicula* von 14 mm Länge, bei *Mustelus vulgaris* von 20 mm Länge. Von *Scyllium catulus* bin ich nicht im Stande den ersten Anfang zu constatiren, ich meine aber an Embryonen von 20 mm Länge werde man die ersten Vertebralarterien gleichfalls abgehen sehen.

Ihrem ersten Auftreten nach sind die Vertebralarterien metamerisch angeordnete, jederseits von der Aorta im rechten Winkel horizontal abgehende Gefäße. Ihr Abgangspunkt aus der Aorta ist, entgegengesetzt dem Eintritt der Kiemenarterienbogen, eher dorsal, aber da er streng seitlich ist, so kann man sagen, die Vertebralarterien entspringen zwischen der dorsalen und seitlichen Circumferenz aus der Aorta.

Am besten erkennt man die Disposition dieser wichtigen Gefäße am Rumpfe zwischen den beiden Extremitäten. Man braucht nur Horizontalschnitte anzufertigen, welche parallel mit der Chorda gerichtet sind: man wird dann erkennen, dass ebenso viel Vertebralarterien aus der Aorta abgehen, als Metameren an dieser mittleren Rumpfpartie sich zeigen. Die Abgangsstelle aus der Aorta liegt immer etwas dorsal von den sympathischen Ganglien, und wie diese eine Kette von regelmäßig angeordneten Zellhäufchen darstellen, so wird man dorsal darüber die Vertebralarterien als eben so viele Sprossen einer Gefäßleiter erkennen, deren Stamm die Aorta ist.

Es ist nicht rathsam, diese Gefäße auf anderen als Horizontal-

schnitten zu suchen, da man dieselben sehr leicht mit Venen und anderen Lacunen verwechseln kann; Quer- und Sagittalschnitte sind erst für spätere Stadien brauchbar, in den frühesten Stadien bedarf es dazu durchaus gut geführter Horizontalschnitte.

Das Auftreten der Vertebrales geht von vorn nach hinten vor sich — am Schwanz erscheinen sie später als am Rumpfe. Ihr Verbreitungsbezirk umfasst sowohl die Körpermuskulatur, wie das Rückenmark und die Urogenitalorgane, auch die sog. Nebennieren werden von ihnen vascularisirt. Es ist indessen nicht leicht, bei Embryonen früher Stadien diese Verbreitungsbezirke nachzuweisen, besonders schwierig ist es, den Abgang der Nierenäste aus dem Stamme der Vertebrales zu beobachten. Dagegen gelingt es sehr häufig, die nach außen an die Rumpfmuskulatur abgesendeten Äste, sowie die nach oben, dorsalwärts abgehenden, die Chorda umgreifenden, im Rückenmark und an der dorsalen Muskulatur sich vertheilenden Äste zu beobachten. Bei etwas entwickelteren Stadien (*Pristiurus* von 30 mm Länge) kann man sich aber unschwer davon überzeugen, dass aus dem gemeinsamen Stamme jeder Rumpfvertebralis ein Ast über das sympathische Ganglion zu den Convoluten der Segmentalorgane herabgeht, während gleich daneben der Muskel- und Spinalast nach oben resp. dorsal verläuft. Ebenso bei *Scyll. catulus* von 40 mm. Der Ast, welcher durch die Nierenanlage hindurchgeht, theilt sich nachher wieder in zwei größere Zweige, von denen der eine quer durch die seitlichen Muskeln weiter zieht, unter dem Nerv. lateralis vorbei streicht und die mittlere Muskulatur versorgt, während der andere, der parietalen Pleuro-Peritonealwandung dicht angelagert, gleichfalls zu den Seiten- und Bauchmuskeln sich begiebt. Der andere Hauptast, welcher dorsalwärts verläuft, giebt einen Zweig zum Rückenmark, und geht weiter zu den Rücken- und Flossenmuskeln.

Man könnte hiernach also sagen: die Vertebralarterien kommen mit nahezu horizontalem Stamm aus der Aorta beiderseits hervor; sie theilen sich in zwei Hauptäste: einen ventralen, der die Anlage von Sympathicus und Niere durchsetzt und sich dann an die seitliche und ventrale Stammesmuskulatur begiebt, und einen dorsalen, welcher das Centralnervensystem und die Rückenmuskulatur versorgt.

Ich möchte aber gleich hinzusetzen, dass entweder diese Vertheilung nicht regelmäßig ist, oder dass ihre Beobachtung auf Schnitten von Embryonen zu große Schwierigkeiten bietet. Ich habe nämlich vielfach gefunden, dass entweder nur der ventrale Ast

sichtbar wird, ohne eine Spur des Abganges des dorsalen, oder dass nur ein Nierenast vorhanden ist, ohne seine Fortsetzung zu den seitlichen und ventralen Muskeln, oder aber dass nur der dorsale Ast gebildet erscheint. Ich wage durchaus nicht zu behaupten, dass die fehlenden Äste nicht vorhanden seien — sie lassen sich nur auf Querschnitten an jüngeren Embryonen nicht wahrnehmen.

Von Wichtigkeit für die Beurtheilung des Vertebralarteriensystems ist aber der Umstand, dass zumal an der vorderen Partie der Wirbelsäule vielfache Verschmelzungen resp. Verzweigungen vorkommen, welche die Regelmäßigkeit des Verlaufes der einzelnen Arterien durchkreuzen.

Eine einfache Vergleichung von Zahlen macht dies Verhältnis klarer. Angenommen, dass die Art. subclavia eine annähernd gleichmäßige topographische Lagerung in ihren Beziehungen zur Wirbelsäule besitze, so ergiebt sich aus der Vergleichung der Zahl vor ihr befindlicher Wirbel- oder Urwirbelsegmente mit derjenigen der aus der Aorta vor dem Ursprung der Subclavia abgehenden Vertebrales, dass die erstere die letztere um das Doppelte und Dreifache übertrifft. Controllirt man nun auf Sagittalschnitten die Verhältnisse, so erkennt man, dass oft drei oder vier Segmente von einem Vertebralisstamm aus versorgt werden. Auf gut geführten Sagittalschnitten sieht man auch, dass der Abgang der einzelnen Vertebrales vor der Subclavia in sehr ungleichen Intervallen geschieht, und was noch charakteristischer ist, die Anzahl der Stämme bei den einzelnen Individuen derselben Art variirt.

Hinter der Subclavia herrscht etwas größere Regelmäßigkeit, wenigstens bei den Embryonen. Offenbar hängt das mit den Beziehungen zusammen, welche die Vertebrales zu den Sympathicusganglien und den Nieren besitzen, die vor der Subclavia fehlen. Aber ganz frei von Varietäten, Verzweigungen und Verschmelzungen ist das System auch hier nicht.

Die in vieler Beziehung interessanteste Vertebralis ist aber die Art. subclavia selber. Ihre Abgangsstelle ist meist zwischen der Einmündung des letzten und vorletzten Kiemenarterienbogens in die Aorta. Sie bildet die erste der Art. vertebrales, welche keine Beziehung zur Niere eingehen, denn die Ausdehnung der Segmentalorgane nach vorn macht bereits vor der Stelle Halt, wo die Subclavia aus der Aorta hervorgeht. Nicht so aber die Bildung des Sympathicus. Vielmehr kreuzt der Stamm der Subclavia die größte Masse der in fast zusammenhängender Kette nach vorn sich er-

streckenden Ganglien des Sympathicus, so dass eine beträchtliche Ganglienzellmasse vor dem Gefäß, eine noch größere aber hinter ihm liegt.

Die Deutung dieser Ganglienmasse hat ein interessantes Schicksal durchzumachen gehabt. Vor einem halben Jahrhundert, im Jahre 1837, wurde sie von Duvernoy zuerst entdeckt, aber in ihrer Bedeutung missverstanden. Duvernoy fand sie bei *Chimaera* auf und beschrieb sie (Ann. nat. Sc. N. (2) Tome 8 1837 pag. 35—40) als zwei »bulbes«, die man dem Bulbus arteriosus an der centralen Kiemenarterie gleichsetzen dürfe. Daraus entstand dann, schon von Duvernoy selbst vorgeschlagen, der Name »coeurs accessoires« der Subclavia, welcher auch von den Handbüchern acceptirt ward (vgl. Stannius, Anat. d. Wirbelth.), bis Leydig im Jahre 1851 ihre wahre Natur als Sympathicuselemente nachwies (Arch. Naturg. 1851 pag. 256). Leydig hat seitdem an verschiedenen Stellen die histologische Structur dieser Organe beschrieben — eine genauere embryologische Untersuchung ist aber bisher nicht erfolgt.

Nachdem die Subclavia diese große Sympathicusmasse passirt hat, geht sie über der dorsalen Wandung der Pleuro-Peritonealhöhle nach außen, letzterer aber dicht angelagert. Auf diesem weiteren Verlaufe wird sie aber nochmals im Zusammenhang mit vereinzelten Ganglien getroffen, besonders bei den beiden Arten der Scyllien. Diese Ganglien könnten, so möchte man auf den ersten Blick vermuthen, von jener Axillarherzmasse abgelöst und auf dem Gefäß weiter nach vorn gerutscht sein — bei näherer Betrachtung muss man aber diese Meinung fallen lassen, denn man findet diese Ganglien einmal in sehr nahem Faserzusammenhang mit Ästen des Plexus brachialis, und außerdem kann man bei aufmerksamer Durchmusterung der Schnitte aller Selachier eine nicht unbeträchtliche Anzahl solcher isolirter Ganglien in dem ganzen Gebiet über den hinteren Kiemenspalten zwischen ihnen und der Urwirbelmuskulatur auffinden, manchmal größeren Umfang erreichend, manchmal nur aus wenigen Ganglienzellen bestehend, fast immer aber durch Nervenfasern mit den Stämmen der zum Plexus brachialis gehörenden Spinalnerven verbunden. Hin und wieder findet sich auch ein solch erratisches Ganglion dem aufsteigenden Ast einer vorderen A. vertebralis angelagert[1].

[1] Ich weiß nicht, ob diese erratischen Ganglien bereits von anderen Forschern näherer Aufmerksamkeit gewürdigt sind. Die von Ónodi publicirten Arbeiten sprechen sich nicht mit Bestimmtheit über die Frage aus, wie weit nach vorn er die Ganglien des Sympathicus beobachtet hat. In seinem Aufsatz

Es bleibt mir nun noch übrig, einige Worte über die vordersten Vertebralarterien zu sagen. Sie sind ganz besonders variabel, sowohl in ihrem Ursprung als auch in ihrer Verästelung. Besonders interessant ist aber der Umstand, dass nicht nur vier bis fünf beträchtlichere Vertebrales aus dem einheitlichen Stamme der Aorta zwischen der Einmündung der hintersten Aortenwurzeln und der Theilung der Aorta in den Circulus cephalicus, d. h. in die HYRTL'schen ersten Aortenwurzeln, hervorgehen, sondern dass auch drei bis vier — mitunter auch weniger — Vertebrales eben aus diesen hinteren Schenkeln des Circulus cephalicus entspringen. Meistens sind sie freilich in der Weise verbunden, dass eine von ihnen als Stamm jederseits drei oder vier Vertebrales als Zweige entsendet, aber es sind auch nicht selten die Fälle, wo man dieselben einzeln aus dem sog. ersten Aortenbogen hervorgehen sieht.

Jenseits der Einmündung der Carotis posterior in den Circulus cephalicus habe ich dagegen niemals eine Art. vertebralis bemerkt.

C. Einige Andeutungen über den Werth der Art. vertebrales für die phylogenetische Erforschung der Wirbelthiere.

Die vor einigen Jahren erschienene Arbeit von AHLBORN: »Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers« (Zeit. Wiss. Z. 40. Bd. 1884. pag. 309 ff.) enthielt als wichtiges Ergebnis die Feststellung

»Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems« (Arch. Mikr. Anat. 26. Bd. 1886 pag. 553 ff.) ist die Frage der »aberranten« Ganglien zwar besprochen, aber offenbar handelt es sich dabei nur um diejenigen der Visceralhöhle. Es ist aber nicht unwesentlich, festzustellen, welche Ganglien in die oben beschriebene, die Subclavia umgebende Masse eingehen, und ob vor dieser Masse noch sympathische Ganglien übrig bleiben, die somit nicht direct in die Bildung des Grenzstranges aufgenommen werden. Meinen Untersuchungen zufolge ist das der Fall, und die oben erwähnten erratischen Ganglien rühren von solchen, vor jener Subclaviamasse gelegenen Ganglien her. Ob diese erratischen Ganglien in den verschiedenen Ganglien der Hals- und Kopftheile der höheren Wirbelthiere sich wieder erkennen lassen, wäre wohl der Untersuchung werth, wie es denn auch gewiss von besonderem Interesse wäre, zu ermitteln, welcher Gangliencomplex der höheren Wirbelthiere und des Menschen dem fälschlich als Axillarherz der Knorpelfische beschriebenen Körper entspricht. ÓNODI sucht auch in den eigentlichen Hirnnerven die den sympathischen Ganglien homologen Abschnitte und erklärt dieselben als spinale und sympathische Ganglien vereinigende Körper. Ich kann um so mehr dieser Auffassung beistimmen, als mich meine eigenen Untersuchungen zu ganz ähnlichen Annahmen geführt haben, die ich freilich keinen Grund und keine Gelegenheit hatte, zu publiciren.

der Thatsache, dass die Segmentation des Visceralapparates sich nicht mit der Segmentation des Urwirbelapparates am Kopfe decke, oder mit anderen Worten, das innere Darmrohr sei in anderem Rhythmus segmentirt als das äußere Körperrohr.

Ahlborn suchte, wie ich schon in einer früheren Studie hervorhob, Argumente gegen die Gegenbaur'sche Homologisirung der Visceralbögen und Rippen aufzufinden, auf die gestützt er den Werth der Metamerenbildung des Visceralrohres für die Frage nach der Zahl der in den Kopf aufgegangenen primitiven Segmente negiren könnte. In der That muss man ihm zugeben, dass er diesen negativen Werth richtig hervorgehoben, d. h. die unmittelbare Verwerthbarkeit der Gliederung des Kiemenapparates, wie er sich heute an den fertigen Fischen, Selachiern, Ganoiden und Teleostiern, findet, abgewiesen hat. Damit ist aber das eigentliche Problem, das in diesen Verhältnissen steckt, nur angedeutet, nicht gelöst.

Vor Kurzem hat Wiedersheim in der 2. Auflage seines »Grundrisses der Vergl. Anatomie der Wirbelthiere« pag. 100 auf Grund der Ahlborn'schen Argumente einige Thesen aufgestellt, welche den gegenwärtigen Stand der »Wirbeltheorie des Schädels« darlegen sollen. Unter diesen Thesen befindet sich sub 4 die folgende:

> »Nur der craniale Abschnitt fällt unter den Gesichtspunkt einer Summe von Urwirbeln; die Segmentation des visceralen dagegen ist als ein secundärer Erwerb zu betrachten.«

Das Wort »secundär« ist gewiss in so fern gerechtfertigt, als es sagen soll, die gegenwärtige Bildung der Kiementaschen, z. B. der Selachier, sei nicht pari passu mit der Segmentation der sie dorsal — und wenn man an die Muskulatur zwischen Unterkiefer und Schultergürtel denkt — auch ventral umgebenden Theile der Rumpfmuskulatur gegangen. Ich möchte aber meinerseits hervorheben, dass die Annahme einer der gegenwärtigen Branchiomerie vorausgegangenen primitiveren nichts Unwahrscheinliches hat, und dass diese primitivere Branchiomerie sich vielleicht mit derjenigen deckte, die wir in der Urwirbelbildung des Rumpfes vor Augen haben. Eine solche Annahme als begründet zu erweisen, hieße freilich die Lösung des ganzen »Kopfproblems« erarbeitet zu haben, während diese »Studien« nur dazu bestimmt sind, einer solchen Arbeit den Weg zu bahnen.

An dieser Stelle aber möchte ich darauf hinweisen, wie die Ungleichheit der Metamerie des Branchialapparates und der Körpersegmente in sehr auffallender Weise an einem Organ zur Erscheinung kommt, das beiden Systemen in gleichem Maße angehört: der

Aorta. Durch die Kiemenarterien gehört die Aorta zum Visceralapparat und spiegelt in den sie mit Blut füllenden Aortenbögen die Segmentation des Branchialapparates wieder. Durch die Vertebralarterien andererseits participirt die Aorta an der Metamerie der Wirbel resp. Urwirbel. Und während ventral sich vier Aortenwurzeln aus je einem Paare von Arterienbögen im Anschluss an die Zahl der wirklich vorhandenen Kiemen an die Aorta begeben, entsendet diese dorsal eine größere Zahl von Vertebralarterien an die Urwirbelmassen, die sogar sehr beträchtlich größer erscheinen muss, wenn die Verzweigung der Vertebralarterien und die Versorgung mehrerer Urwirbelderivate durch eine einzige, aber verästelte Vertebralis als secundär angenommen wird. Dies Verhältnis ist ganz besonders auffallend an dem Hyrtl'schen ersten Aortenbogen, welcher das Stück der primitiven Aorten umfasst zwischen der Einmündung der Carotis posterior, resp. der hinteren Hyoidvene und der Vene aus dem Glossopharyngeusbogen. Dorsal würde hiernach dieser Aortenabschnitt wenigstens drei bis vier Metameren entsprechen, während er ventral nur einem Branchiomer gleich käme.

Ist es nun als wahrscheinlich anzunehmen, dass die Aorta, d. h. also das eine der fundamentalen Gefäße des Wirbelthierkörpers von Hause aus in seinem ventralen Abschnitte der einen, in seinem dorsalen aber der anderen Segmentation gefolgt sei? Welche der beiden Segmentationen will man als die ursprünglichere gelten lassen? Könnte darüber das frühere Auftreten ohne Weiteres die Entscheidung abgeben, so müsste die Segmentation der Urwirbel als das Prius, die des Kiemenapparates als das Posterius gelten. Aber die Vertebralarterien, die sich der Urwirbelbildung anschließen, treten bedeutend später auf, als die Arterienbögen, welche sich den Kiemenbildungen anschließen! Die Gliederung der Aorta würde also ein entgegengesetztes Verhalten erkennen lassen, als die Gliederung der Muskulatur und des Darmes resp. des Kiemenapparates. Welcher Instanz ist daher ein größeres Gewicht beizulegen? Will man sich vorstellen, dass die Urwirbel, d. h. die primitivere Körpersegmentation erst nachträglich den Anschluss an das Hauptgefäß erreichten, oder muss man nicht viel mehr an der Vorstellung festhalten, dass jedes weitere sich differenzirende Metamer auch seinen Antheil an Blutgefäßen bekam? Wenn man aber, wie ich glaube, diese Meinung als die allein zulässige ansehen muss, wie will man wiederum die Segmentation des Darmes auffassen, mit der von ihr abhängigen Metamerisation der Arterienbögen? Bestanden die Arterienbögen bei

den Vorfahren der Selachier unabhängig von den Kiementaschen und dann in einer den Vertebralarterien entsprechenden Zahl? Wie beschaffen waren dann die Kiemen, deren Versorgung ihre Hauptfunction bildete? Waren es äußere Kiemen, so ist wohl mit Fug und Recht anzunehmen, dass sie sich der allgemeinen Körpersegmentation anschlossen, und dann stellt sich das Problem dar: wie verbanden sich diese, der Körpermetamerisation folgenden Kiemen mit der ganz anderen Metamerisation des Darmes? Waren es aber von Hause aus Darmkiemen, so stehen wir wieder vor der Frage: wie verhielt sich die Segmentation des Darmes zu der des Körpers, wie konnten Darmsegmente mit Kiemen, Blutgefäßen, Nerven, Muskeln in so ganz anderer und von denen des Körpers unabhängiger Weise sich bilden?

Wie man sich all diesen Fragen gegenüber auch stellen mag: eine primitive Unabhängigkeit der Metamerisation des Darmrohres von der des Gesammtkörpers wird sehr schwer begreiflich zu machen sein, wenn man sich diesen Process phylogenetisch entwickeln will. Ontogenetisch ist er ja ohne Zweifel vorhanden, und nichts kann ihn besser charakterisiren, als die Ungleichheit in Zahl und Einmündungsstellen der Art. vertebrales und der Aortenbögen an und in die Aorta. Aber gerade dies Verhältnis bahnt einer anderen Betrachtungsweise den Weg, und der Wiedersheim'sche Ausdruck von der »secundären« Natur der Branchiomerie trifft in so weit das Richtige, als, wie mir scheinen will, nicht die Branchiomerie an sich ein secundärer Process ist, gegenüber der Metamerisation des Gesammtkörpers, sondern nur die gegenwärtige Branchiomerie secundär erscheint gegenüber einer hypothetischen primären Branchiomerie, welche sich höchst wahrscheinlich durchaus der Körpermetamerisation anschloss.

Freilich schwebt die Hypothese einer größeren Zahl von Kiemenspalten resp. Kiemenbögen bei den Vorfahren der jetzigen Selachier und anderer Fische völlig in der Luft, sobald man sich auf beobachtbare Vorgänge der embryonalen Entwicklung stützen zu müssen glaubt. Der Anhänger des bisherigen biogenetischen Grundgesetzes quand même findet seine Rechnung nicht dabei. Ihm sind die Selachier resp. die Cyclostomen in ihrer heute verlaufenden Entwicklungsgeschichte die untrüglichen, allein verlässlichen Urkunden, die er, wie ein Buchstabengläubiger das alte und neue Testament, befragt, um Auskunft über all und jedes zu erhalten, was die Vorfahren dieser Geschöpfe betreffen kann. Die Kiemensäcke der

Selachier sind ontogenetisch zunächst entodermale Ausstülpungen des Darmcanals, folglich waren sie ihm auch phylogenetisch die ersten Vorläufer der Kiemen. Es giebt ihrer 7—8 Paar bei Cyclostomen und Selachiern, folglich sind diese 7—8 Paar, so wie sie da sind, auch die Nachkommen der ursprünglichen Kiemensäcke. Da aber bei den höheren Wirbelthieren, z. Th. schon bei den Selachiern selbst eine Reduction dieser Zahl eintritt, und zwar von hinten nach vorn vorschreitend, so giebt er allerdings zu, dass früher eine größere Zahl von Kiemenspalten bestanden haben möchte, wird sich aber schwerlich entschließen, eine solche größere Zahl vor oder zwischen den gegenwärtigen Kiemenspalten als wahrscheinlich anzuerkennen.

Von anderem principiellen Boden aus gewinnt aber diese Frage eine andere Gestalt. Die gegenwärtige embryonale Entwicklung der Selachier und übrigen Fische ist allerdings die wichtigste Basis für all und jede Untersuchung phylogenetischer Natur über die Wirbelthiere. Aber die hohe morphologische Gliederung des Selachierkörpers ist an sich schon ein Grund, seine embryonale Entwicklung als eine eminent verkürzte und von zahllosen Auslassungen durchkreuzte resp. sehr verschiedene Stammesperioden in eine scheinbar einheitliche und fundamentale Bildung zusammenziehende anzusehen. Es ist gewiss nicht zu viel gesagt, wenn man die Aufgabe, die Vorfahren der Fische zu reconstruiren, vergleicht mit der Aufgabe, aus den Säugethieren die Selachier zu erschließen — ohne dass eine der anderen Wirbelthierclassen existirte. Wer würde aus der Entwicklungsgeschichte des Kaninchens, des Hundes resp. des Menschen auf Vorfahren zu schließen im Stande sein, die wie ein *Mustelus* oder *Heptanchus* organisirt wären? Wer würde aus den vergänglichen Entodermsäcken des Halses auf Kiemenbildungen schließen, da doch bei Säugethieren dieselben nicht mehr zur Ausbildung gelangen und durch die Anwesenheit der Lunge ein anderer Athmungsmodus gegeben ist? Wer würde Arm und Bein auf die allen Segmenten des Körpers zukommenden Anhänge zu reduciren wissen, wenn die Kenntnis der embryonalen Entwicklung der Brust- und Beckenflosse bei den Selachiern nicht den Weg gewiesen? Gäbe es weder Vögel und Reptilien, noch Amphibien und Fische, so wäre die phylogenetische Vorgeschichte der Säugethiere bis auf gewisse Allgemeinheiten eine Terra incognita geblieben, und der etwaige Urheber einer Hypothese, die dem wirklichen Abstammungsverhältnis nahe gekommen, hätte gewiss einen schweren Stand gehabt.

In ähnlicher Lage befinden wir uns aber mit den Selachiern,

seitdem die Wahrscheinlichkeit immer mehr zunimmt, dass wir aus Cyclostomen, *Amphioxus* und Tunicaten wenig Directes für die Vorgeschichte der Fische lernen können. Man würde sicherlich für die Vorfahren der Säugethiere Kiemenblättchen nur erschließen, nicht aber durch Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes nachweisen können — und in ähnlicher Weise wird man Zahl und ursprüngliche Anlage der Kiemenspalten der Selachiervorfahren nur erschließen, aber durch keine directe Recapitulation der Ontogenese dieses oder jenes Selachiers erweisen können — es sei denn, dass noch bei nicht untersuchten Arten Andeutungen existirten, von denen wir vor der Hand nichts wissen.

Wenn wir trotz dieses Mangels directer Anhaltspunkte nicht darauf verzichten dürfen und nicht darauf zu verzichten brauchen, in das vorgeschichtliche Dunkel des Selachierkörpers einzudringen, so berechtigen uns dazu gerade solche Facta, wie die Differenz der Zahl der Aortenbögen und Vertebralarterien, die aus derselben Strecke der Aorta hervorgehen resp. in sie einlaufen. In solchem Verhältnisse liegt etwas, das sich gegen die Annahme auflehnt, wir hätten es mit einem ursprünglichen Zustande zu thun; es widerspricht dem Bilde, das wir uns von einem Thiere machen müssen, in dem die ursprüngliche Metamerisation noch besteht. Jede Hypothese, welche darauf ausgeht, einen solchen Zustand als abgeleitet, als secundär aufzufassen, hat von vorn herein die Wahrscheinlichkeit für sich: der Grad ihrer annähernden Richtigkeit wird davon abhängen, wie weit sie der Complication Herr wird, die durch die gesammten Organisationsverhältnisse geboten sind, und wie sie im Stande ist, diese Complication auf einfachere, physiologisch mögliche Verhältnisse zu reduciren, ohne dabei in Widersprüche mit dem Thatsächlichen zu gerathen.

Wir dürfen also meines Erachtens nicht dabei stehen bleiben, die Unabhängigkeit der Branchiomerie von der Metamerenbildung des Rumpfes zu betonen, um Folgerungen zu bekämpfen, welche auf die vermeintliche Gleichwerthigkeit dieser beiden Segmentationen basirt sind. Diese Folgerungen mögen in allem Concreten unrichtig sein, ich glaube aber nicht, dass wir sie als im Princip verfehlt ansehen dürfen. Es erscheint nur ein wichtiger Factor dabei übersehen: die secundäre, abgeleitete, veränderte Natur der gegenwärtigen Kiemenspalten und ihrer Attribute gegenüber einer vorauszusetzenden primitiveren. Unsere Aufgabe aber wird es sein, alle Symptome zu sammeln und zu verzeichnen, welche eine solche pri-

mitivere Gliederung des Darmcanals erschließen lassen, eventuell das Postulat danach zwingend machen.

Einen Theil dieser Aufgabe will die vorliegende Studie[1] durch den Versuch in Angriff nehmen, eine größere Zahl von Arterienbögen nachzuweisen, als bisher angenommen waren: diesen vermutheten Arterienbögen müssen Kiemenspalten entsprochen haben, und je mehr Kiemenspalten als ehemals existirend nachgewiesen werden können, um so mehr gleicht sich der Unterschied aus, welcher zwischen der Zahl der Aortenbögen und der Vertebralarterien, als Exponenten von Myomeren, bei den jetzigen Selachiern besteht.

Ich wende mich nun nach diesem Excurse zu der Darstellung der thatsächlichen Verhältnisse des Carotidensystems und lasse folgen, was die Entwicklungsgeschichte der Haifische davon lehrt.

D. Beschreibung des Carotidensystems bei Hai-Embryonen.

a. Die Carotis posterior.

Unter dem Namen Carotis posterior beschreibt Joh. Müller in dem oft citirten Abschnitt »Über das Gefäßsystem« seiner Myxinoiden pag. 236 ein Gefäß, das von den Venae branchiales communes nahe dem ersten inneren Kiemenloch entspringt, convergirend mit dem der anderen Seite vorwärts geht und sich mit ihm gerade in der Mittellinie der Basis cranii vereinigt, wo sich die Öffnung für ihren Eintritt in den Schädel befindet. Durch ihren Zusammenfluss entsteht ein unpaarer, in einem Knorpelcanal verlaufender Stamm, der sich, in der Schädelhöhle angelangt, wieder theilt; jeder Ast verbindet sich mit der Carotis interna anterior vom Gefäßsystem der Pseudobranchie.

So erscheint dies Gefäß am erwachsenen Haifisch.

Es wird nun unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, wie dieser Verlauf beim Embryo zu Stande kommt, wie sich die Carotis posterior zu der Aorta verhält, und was es mit dem zum größten Theil durch die Carotis posterior gebildeten Circulus cephalicus auf sich hat, der, zuerst von Hyrtl (Beobacht. a. d. Gebiet d. vergl.

[1] Ich erinnere den Leser daran, dass Vorstehendes 1885 geschrieben ward, ehe die größere Zahl der Urwirbel am Kopfe factisch nachgewiesen wurde.

Gefäßlehre. in: Österreich. medicin. Jahrbücher (2) 15. Bd. pag. 70 ff.) beschrieben, in der späteren Litteratur so oft erwähnt wird.

Über Ursprung und Verlauf der Carotis posterior habe ich bereits in der 7. Studie pag. 7 u. 8 einige Mittheilungen gemacht. Sie nimmt ihren Anfang aus dem dorsalen Ende der hinteren Hyoidvene. Der Leser wird sich erinnern, dass die Composition des Hyoidbogens gegenüber den hinter ihm liegenden Visceralbögen wesentliche Abweichungen erkennen lässt. Statt einer doppelten Reihe von Kiemenblättchen hat er nur eine einzige, die hintere; und mit dem Fehlen der vorderen fehlt auch die betreffende vordere Vene.

Das Lumen der Carotis posterior zeigt sich im Embryo recht klein, was auch nicht Wunder nehmen kann, da die bekannte Quercommissur, welche das Blut aus dem ventralen Theil der Vene in die Spritzlocharterie überführt, einen beträchtlichen Durchmesser besitzt und fast immer dicht mit Blutkörperchen gefüllt ist. So bleibt nur der geringere dorsale Bezirk der hinteren Hyoidvene übrig, der als Wurzel der Carotis posterior anzusehen ist, und oft macht es den Eindruck, als verliefe die Vene dorsal blind — was indessen in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Wenn die Vene keine weiteren Wurzelschleifen aus den Kiemenblättchen empfängt, wendet sie sich nach innen gegen die Körperachse zu, steigt auch etwas nach unten herab; dann geht sie schräg gegen den Kopf zu und kreuzt die ganze Breite des Hyoidbogens in einer mit der Chorda parallelen Richtung, bis sie über dem inneren Winkel der Spritzlochspalte angekommen ist.

An dieser Stelle findet sich regelmäßig eine kleine Erweiterung des Gefäßes, in die von hinten her ein Gefäß einmündet, welches dicht unter der Chorda von der Aorta beginnend in langem Bogen mit immer zunehmender Krümmung, deren Concavität nach außen gerichtet ist, in die Carotis posterior einmündet — oder wenn man lieber will, dieselbe mit der Aorta in Verbindung setzt oder hält. Auf die Bedeutung und den morphologischen Werth dieses Verbindungsstückes zwischen Carotiden- und Aortensystem wird weiter unten eingegangen werden.

In dieselbe kleine, bassinartige Erweiterung mündet von vorn und von oben her ein zweites Gefäß. Ich habe seiner schon in einer früheren Studie Erwähnung gethan (7, pag. 8), es aber dort nicht richtig verstanden, denn ich glaubte, es setze die Carotis posterior mit Blutmassen aus der Umgebung des Spritzloches in Zusammen-

hang[1]. Das ist nicht der Fall, vielmehr handelt es sich um ein sehr bedeutendes Gefäß, welches von Hyrtl in seinen vortrefflichen beiden Abhandlungen (Das arterielle Gefäßsystem der Rochen. in: Denkschr. Akad. Wien 15. Bd. 1858, und: Die Kopfarterien der Haifische. ibid. 32. Bd. 1871; ich werde sie der Kürze halber nur als Hyrtl, Rochen und Hyrtl, Haie citiren) als Carotis externa beschrieben ist. Auch dies Gefäß werde ich weiter unten gesondert behandeln.

Jenseits der Einmündungsstelle dieser beiden Gefäße wendet sich die Carotis posterior nach unten und innen gegen die Hypophysis d. h. die spätere Basis cranii zu; die Gefäße beider Seiten convergiren stark, geben keinen weiteren Ast ab, empfangen auch keinen neuen Zustrom, treffen und vereinigen sich aber schließlich an einer Stelle, welche etwas vor der vordersten Spitze der Chorda gelegen ist. Hier verschmelzen sie zu einem unpaaren mittleren Gefäßstamm, welcher eine Zeit lang unter dem hinteren Abschnitt der Hypophysis verläuft, um dann wieder in zwei Äste aus einander zu weichen, welche jederseits schräg unter der seitlichen Verbreiterung der Hypophyse nach vorn und außen ihre Richtung nehmen, woselbst sie sich schließlich mit einem starken Gefäßstamm verbinden, der von der Spritzlochkieme kommt.

Bis zu diesem Punkte nennt Joh. Müller das uns hier interessirende Gefäß Carotis posterior; seine Fortsetzung über den Insertionspunkt der Spritzlochvene, der Carotis interna anterior, hinaus will ich später beschreiben.

Hyrtl bedient sich einer anderen Nomenclatur. Er nennt das Stück der Carotis posterior, welches von der hinteren Hyoidvene bis zur Einmündung des Verbindungsstückes der Aorta sich erstreckt, Carotis communis, das folgende Stück von der Einmündung dieses Verbindungsstückes resp. dem Abgange der Carotis externa bis zur Verschmelzung oder Kreuzung der beiderseitigen Carotides posteriores unter der Hypophysis und innerhalb der Basis cranii Carotis in-

[1] Nachträgl. Bemerkung Januar 1890. Diese früher gemachte Beobachtung besteht zu Recht, trotzdem wir es hier in der That mit der Carotis externa Hyrtl's (der Arteria oder Carotis facialis Rathke im »Aortensystem d. Saurier« pag. 69) zu thun haben. Ich wäre jetzt im Stande, viel genauere Angaben zu liefern, verspare das aber auf spätere Zeit, zumal das hier Gegebene thatsächlich richtig und die darauf basirte Hypothese, in der Art. facialis einen ehemaligen Visceralbogen erkennen zu dürfen, welcher aber jetzt zu einer peripherisch verlaufenden Arterie geworden ist, sich noch viel genauer begründen lässt.

terna, welche er dann bis nach vorn an ihre Umbeugungsstelle in die Art. profunda cerebri unter demselben Namen begreift.

Diese Namen — und die vieler anderer Autoren, die ich einstweilen übergehe — sind natürlich willkürlich gewählt. Weder decken sie sich mit den aus der menschlichen Anatomie herrührenden Namen der homologen Gefäße, noch sind sie auf die Gesichtspunkte gegründet, die eine genetische Betrachtung an die Hand giebt.

b. Das Verbindungsstück zwischen Carotis posterior und Aorta.

Auf dieses wichtige Gefäß hat zum ersten Male Hyrtl (Haie, pag. 265) die Aufmerksamkeit gelenkt. Seine Darstellung lautet:

»Der hintere Endzweig der Carotis communis[1] ist der schwächste aber der interessanteste von den dreien [Zweigen]. Es findet sich kein Analogon bei den Rochen [vgl. dagegen unten pag. 411]. Er verläuft zwischen Schädelbasalknorpel und Schleimhaut des Gaumens im Bogen nach ein- und rückwärts. Am hinteren Ende dieses Knorpels, jedoch noch vor seiner Gelenkverbindung mit der Wirbelsäule, verschmelzen die beiderseitigen Gefäße zu einem einfachen, welches in der Mittellinie der Wirbelsäule nach rückwärts läuft, um sich in die Vereinigungsstelle der beiden zweiten Aortenwurzeln einzusenken. Dieses einfache unpaare Gefäß ist somit eigentlich schon Aorta und die beiden, aus der Carotis externa stammenden Wurzeln desselben sind die ersten vordersten, wahren Aortenwurzeln. Bei feinen Injectionen lässt sich leicht erkennen, dass diese Aorta, welche Kopfaorta genannt zu werden verdient, durch eine in der Mittellinie des Schädelbasalknorpels nach vorn gehende Fortsetzung bis zur Eintrittsstelle der Carotis interna in die Schädelkapsel sich erstreckt.«

Die Beschreibung und Abbildung, welche Hyrtl von diesem bemerkenswerthen Gefäß giebt, sind nach Präparaten von *Scyllium canicula* gemacht. Es wird daher interessant sein zu hören, was die Entwicklungsgeschichte dazu sagt, und ob sie die Deutung und Benennung, die Hyrtl dem Gefäß giebt, bestätigt.

Was Hyrtl einen hinteren Endzweig der Carotis communis nennt, ist der Genese nach etwas wesentlich Anderes, und in der That trifft die Bezeichnung vorderste wahre Aortenwurzel viel mehr

[1] Ich erinnere daran, dass Hyrtl's Carotis communis Joh. Müller's Carotis posterior zwischen hinterer Hyoidvene und Einmündung des hier behandelten Verbindungsstücks zur Aorta entspricht.

das Richtige, als der Titel Endzweig der Carotis communis. Aber im Begriff, diese Behauptung zu bewahrheiten, muss ich zunächst den Namen Aortenwurzel einer näheren Betrachtung unterwerfen. Er rührt von C. E. v. Baer her und findet sich definirt in dem großen Werk »Über Entwicklung der Thiere« I, pag. 53 mit folgenden Worten:

»Die vier Gefäßbogenpaare treten aber an der unteren Fläche der Wirbelsäule nicht unmittelbar in einen Aortenstamm zusammen, sondern die Bogen jeder Seite vereinigen sich zu einem Gefäße, das wir eine Aortenwurzel nennen wollen«.

Am eingehendsten behandelt wurde dann das, was C. E. v. Baer Aortenwurzel nannte, durch Rathke in seinen berühmten »Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier«.

Was indessen von den beiden großen Forschern mit dem Namen Aortenwurzel belegt wird, ist einigermaßen verschieden von dem, was bei Haifischen Aortenwurzel heißt. Die Aortenwurzeln im v. Baer-Rathke'schen Sinne umfassen gelegentlich Theile des Conus arteriosus, die Branchialarterien und die aus diesen wieder hervortretenden dorsalen Branchialvenen, während bei den Selachiern nur die letzteren als Aortenwurzeln bezeichnet werden. Das Vorhandensein und die Functionirung der Kiemenblättchen bei den Fischen und Amphibien durchbricht die Einheit des Gefäßapparates zwischen Herz und Aorta — wollte man also die Termini technici auf genetischer Grundlage formuliren, so wäre von Aortenwurzeln im obigen Sinne keine Rede. Indess usus est tyrannus, und da die Nomenclatur der Anatomie nicht darauf warten konnte, bis die Entwicklungsgeschichte und Phylogenie so weit gediehen waren, wie heute, so müssen wir eben den Ausdruck nehmen, wie er traditionell besteht.

Die Aorta legt sich in den frühesten Stadien als doppeltes Längsgefäß über dem Darm an[1]. Später verschmelzen beide Gefäße mit einander, nur oralwärts von dem Glossopharyngeusbogen bleibt die Trennung bestehen, unter der Hypophysis tritt wieder die Vereinigung auf. Von der Bauchseite her treten an diese Gefäßbahn jederseits der Hauptrichtung nach senkrechte Gefäßlacunen heran, die ersten Anlagen der Branchialgefäße; sie münden in die Unterseite der Aortenlacune in ziemlich gleich großen Zwischenräumen ein. In diesem frühen Stadium sind also ursprünglicher Aortenbezirk und

[1] Wie schon erwähnt, wird eine spätere Studie sehr viel eingehender die allererste Entstehung der gesammten Gefäßbahnen darstellen.

ursprünglicher Branchialgefäßbogen sehr deutlich von einander zu unterscheiden. Die Einmündung der Branchialgefäße in die Aortenbahn geschieht aber nicht bloß da, wo die Aorta ein einziger Lacunenraum ist, sondern auch an ihrem vorderen bifiden Theile. Sowohl der Glossopharyngeal-Gefäßbogen, wie die Branchialarterie des Facialisbogens münden in diesen letzteren ein.

Fragt man nun, ob die Aorta im ersten Entstehen oder gleich nach der Verschmelzung irgend einen Abschnitt offenbare, welcher mehr als ein anderer als Ursprungsort, als Aortenwurzel angesehen werden könne, so beantworten die Thatsachen diese Frage mit: Nein! Durch die ganze Länge des Körpers hindurch erstreckt sich in ziemlich gerader Richtung bei Selachierembryonen dicht unter der Chorda der große Aortensinus oder die Aortenlacune, als einheitlicher Raum, dessen Breitendurchmesser mehr als doppelt so groß ist, als der Höhendurchmesser. Dieses Überwiegen des Breitendurchmessers deutet noch auf die ursprüngliche Zweiheit der Aorta hin, und auf der Höhe des Glossopharyngeal-Kiemenbogens weicht denn auch die Aorta in der oben beschriebenen Weise aus einander, um die Grundlage für den unter der Hypophysis sich abschließenden Circulus cephalicus zu bilden. Was auch die Namen für die einzelnen Gefäßabschnitte im erwachsenen Thiere sein mögen, welche Richtung auch die Blutbewegung in denselben annimmt — ihrer ursprünglichen Anlage nach sind die beiden Bögen, welche den Circulus bilden, integrirende Theile der Aorta, ja sie sind in so fern noch primitiver, als sie die ursprüngliche Doppelseitigkeit derselben beibehalten, gegenüber den hinteren, verschmolzenen Abschnitten des großen Gefäßes.

Die Theile des Circulus cephalicus nun, ebenso wie die der eigentlichen Aorta, welche zwischen den in sie einmündenden Branchialgefäßen liegen, sind von Hause aus Aortenabschnitte, nicht Theile dieser Branchialgefäße, deren Hohlraum mehr oder weniger senkrecht auf die Längsachse der Aorta gerichtet ist.

Allmählich aber treten Verschiebungen, Dehnungen, Verkürzungen ein. Die Einmündungsstellen der Branchialgefäße der hinteren Kiemen drängen sich mehr nach hinten, die vorderen, welche in die Schenkel des Circulus cephalicus münden, schieben sich mehr nach vorn. Dadurch werden nicht nur die einzelnen Aortenstücke zwischen diesen Einmündungen ungleich lang — die hinteren kürzer, die mittleren und vorderen länger — es ändert sich auch der Einfallswinkel der Branchialgefäße in die Aorta. Statt in einem mehr oder weniger

rechten Winkel münden die hinteren in stumpfen, die vorderen in spitzen Winkeln (die Aorta von hinten aus betrachtet). Es ist aber leicht begreiflich, dass weder ein stumpfer noch ein spitzer Winkel als solcher Aussicht hat, bei der Einmündung eines Gefäßes in das andere lange erhalten zu bleiben, wenn nicht unbewegliche oder unnachgiebige Umgebungen die Möglichkeit einer Abrundung des Winkels ausschließen, denn viel bequemer wird der Blutstrom in einer Kreislinie vorschreiten; und so wird auch der stumpfe Winkel verschwinden und seine beiden Schenkel zu einem bogig verlaufenden Gefäße gestalten lassen, an dem der Punkt, welcher ehemals als Scheitelpunkt die Grenzbezirke beider Gefäße bildete, sich zwischen all den übrigen Punkten des Bogens verliert und am weiter ausgebildeten Gefäße nicht mehr unterschieden werden kann.

Dies so zu Stande gekommene Bogengefäß verläuft nun also zwischen den dorsal höchst gelegenen Theilen der Kieme und der Aorta, und die Vergl. Anatomie bezeichnet es mit dem Namen Aortenwurzel, ohne Rücksicht auf den Umstand, dass sein distales Stück der Branchialarterie, sein proximales von Hause aus der Aorta angehört. Ja auch der Bogen kann verschwinden und das ganze Gefäß von der Stelle, wo es die letzten Schleifen aus den Kiemenblättchen erhält, in gerader Richtung auf die Aorta zu laufen, so dass man nur aus der Betrachtung seines genetischen Zustandekommens darauf verfallen kann, in einem Theil seiner Wandung ein beträchtliches, constituirendes Stück der primitiven Aorta zu vermuthen.

Diese Auseinandersetzung wird ohne Weiteres erkennen lassen, dass der von Hyrtl beschriebene hintere Endzweig der Carotis communis in der That kein Zweig ist, sondern vielmehr ein ursprüngliches, constituirendes Stück der primitiven Aorta. Es erste wahre Aortenwurzel zu nennen, ließe sich schon eher hören, aber wir müssen uns dabei bewusst bleiben, dass die übrigen Aortenwurzeln anderswerthig sind, denn in ihnen allen steckt als distales Stück das dorsale Ende der Branchialgefäße, welches mit dem zwischen ihren Einmündungen gelegenen Stück der primitiven Aorta in der eben dargestellten Weise zu einem scheinbar einheitlichen Gefäße verschmolzen ist. Die Hyrtl'sche erste Aortenwurzel repräsentirt an ihrem distalen Ende keinen Abschnitt des zugehörigen Branchialgefäßes. Diese Verschiedenheit wohl erwogen, steht dem Namen erste Aortenwurzel nichts entgegen — kommt doch überhaupt auf diese Bezeichnungen wenig an.

Hyrtl beschreibt aber, wie oben angeführt, eine sog. Kopfaorta, d. h. ein Gefäß, welches vom Zusammenfluss der beiden ersten Aortenwurzeln aus in der Mittellinie des Schädelbasalknorpels nach vorn geht und bis zum Eintritt der Carotis interna in die Schädelkapsel reicht. Ja, mehr noch. Von dieser Kopfaorta lässt er Rami musculo-spinales ausgehen, die zur Bildung der Arteria spinalis impar beitragen sollen. Eine Abbildung (Taf. 1 Fig. 1 *i*) erläutert diese Beschreibung.

Ich gestehe offen, dass ich von diesen Angaben einigermaßen überrascht war. Außer dem Circulus cephalicus, der aus den vorderen Theilen der primitiven Aorten hergestellt wird, noch eine mittlere unpaare Kopfaorta! Das musste entweder auf einer Verwechslung beruhen, oder aber meine Erklärung des Circulus cephalicus, der Aortenwurzeln und weiterhin der Carotiden unvollständig machen. Beschrieben und abgebildet ward dies Gefäß von *Scyllium canicula*, — ich unterwarf also sämmtliche, den verschiedensten Altersstufen angehörenden Embryonen dieses Haifisches einer genauen Prüfung, sogar auf Querschnitten, an denen sicherlich ein medianes Gefäß meiner Wahrnehmung nicht hätte entgehen können — habe aber an keinem einzigen derselben auch nur die leiseste Andeutung von einem solchen Verhältnisse gefunden, wie es in der Hyrtl'schen Beschreibung dargestellt wird. Hyrtl setzt hinzu, er habe dies Gefäß »bei feinen Injectionen« gefunden — das scheint also andeuten zu sollen, dass er es bei einigen Injectionen vermisst habe; da er aber andererseits bei keinem anderen Haie etwas Ähnliches angetroffen zu haben scheint — denn weder in den Beschreibungen noch auf den Abbildungen von *Squatina vulgaris*, *Acanthias vulgaris*, *Mustelus plebejus*, *Zygaena malleus* findet sich die geringste Spur einer solchen vorderen, vor dem Zusammenfluss der ersten Aortenwurzeln gelegenen unpaaren Kopfaorta[1] — so beruht

[1] Nachträgl. Bemerkung Januar 1890. Zwar findet man in Hyrtl's Beschreibung und auf den Abbildungen auch eine Kopfaorta für diese Selachier angegeben, aber bei ihnen handelt es sich, wie Jeder sofort sehen kann, um den ersten Aortenbogen, nicht um ein noch vor diesem gelegenes, von ihm ausgehendes unpaares Gefäß. Indessen ist auch durch einen Aufsatz von H. Ayers, »The Morphology of the Carotids« (in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 17 1889 pag. 192 ff.) auf die Verhältnisse von *Chlamydoselache* verwiesen, wo dies Gefäß von Ayers auch beschrieben wird. Ich habe seitdem diese Verhältnisse in ihrer ursprünglichsten Entstehung bei verschiedenen Selachier-Embryonen verfolgt und glaube auch das unpaare vorderste Gefäß mit meiner obigen Auseinandersetzung in Einklang bringen zu können, verschiebe aber die Darstellung

diese Angabe vielleicht auf einem Beobachtungsfehler, der auch einem in der Injectionstechnik so geübten Forscher wie Hyrtl wohl passiren konnte.

Eine interessante Frage wäre nun, nach welcher Richtung das Blut in dieser ersten Aortenwurzel strömt. Leider kann ich darüber keine Auskunft geben, trotzdem ich mich bemüht habe, darüber am lebenden Embryo Beobachtungen zu machen. Interessant ist diese Frage darum, weil dies Gefäß der Indifferenzpunkt oder, wenn man will, die Wasserscheide zwischen den Gebieten des Aorten- und Carotidensystems bildet. Es ist wahrscheinlich, dass ein Theil des aus der hinteren Hyoidvene strömenden Blutes durch diese erste Aortenwurzel in das Aortensystem befördert wird — unmöglich ist es aber nicht, dass zumal im Embryo Aortenblut auch durch dieselbe kopfwärts geht. Vielleicht lässt sich die Frage an großen Haien auf experimentellem Wege entscheiden.

Dies Gefäß habe ich bei allen von mir untersuchten Haifisch-Embryonen gefunden; über die Verhältnisse bei den Rochen siehe weiter unten pag. 411.

Die Frage nach der functionellen Bedeutung dieses »ersten« Aortenbogens wird aber dadurch noch interessanter, dass in späteren Entwicklungsstadien sich eine Commissur zwischen hinterer Hyoidvene und vorderer Glossopharyngeusvene vorfindet. Dieselbe ist schon von Hyrtl beschrieben und abgebildet (Haie pag. 264 Taf. 1 Fig. 2b) und wird auch von Ramsay Wright (»On the hyomandibular clefts and pseudobranchs of *Lepidosteus* and *Amia*«. in: Journ. Anat. Phys. London Vol. 19 1885 pag. 478 Taf. 24 Fig. 1) als weitere Entwicklung gegenüber den von mir in der 7. Studie beschriebenen und abgebildeten Verhältnissen hervorgehoben. Diese Commissur leitet offenbar Blut aus dem Glossopharyngeusbogen in die Carotis posterior hinüber.

Diese Commissur könnte bezüglich ihres morphologischen Werthes eine Missdeutung erfahren, wenn man sich nicht der ursprünglichen Verhältnisse im Embryo erinnert; ich halte es darum für geboten, hervorzuheben, dass sie nicht auf dieselbe Linie gestellt werden kann, wie die übrigen Verbindungen zwischen vorderer und hinterer Vene je eines Kiemenbogens. Sie entsteht wesentlich später, als diese letzteren und scheint nur ein Resultat der bis zum Contact führenden Annäherung der beiden Venen zu sein.

---

auf die spätere Studie, welche die Onto- und Phylogenese der gesammten Gefäße enthalten und die unentbehrlichen Abbildungen liefern wird.

Wäre man gezwungen, diese Commissur anders zu deuten, so erwüchse eine fast unübersteigliche Schwierigkeit für die Deutung des Stückes der Carotis posterior, welches von der hinteren Hyoidvene bis zur Einmündung des ersten Aortenbogens reicht. Dieses Gefäß müsste dann als Rest einer vorderen Hyoidvene aufgefasst werden, welche zu Grunde gegangen wäre, aber vor dem Zugrundegehen sich in abnormer Weise mit der hinteren Hyoidvene verbunden hätte[1].

c. Die Carotis externa.

Das in seinem Verlaufe sehr complicirte Gefäß, welches Hyrtl bei Haien und Rochen als Carotis externa[2] beschreibt, ist, wie ich gleich vorausschicken will, gar nicht homolog der Carotis externa der höheren Wirbelthiere. Es wird eine spätere Aufgabe sein, die großen Gefäße der Selachier auf die Gefäße der höheren Wirbelthiere und des Menschen, oder umgedreht, zurückzuführen, und dabei wird sich eine geradezu heillose Verwirrung der Nomenclatur herausstellen; hier möge nur davor gewarnt werden, all diese Namen, die ohne Kritik bald diesem bald jenem Gefäße beigelegt worden sind, für etwas mehr als beliebige Namen zu nehmen, wie sie die verschiedenen Autoren nach Gutdünken, nicht nach kritisch ermittelten genetischen Gesichtspunkten angewendet haben.

Dieser beherzigenswerthen Warnung lasse ich nun eine Beschreibung dieses merkwürdigen Gefäßes folgen, und beginne mit seiner Einmündungsstelle in die Carotis posterior. Als Grundlage dienen mir zunächst Embryonen von *Mustelus* von 26 mm Länge.

Die Einmündungsstelle — oder wenn man lieber will, der Abzweigungsort der Carotis externa von der Car. posterior — befindet sich bei Embryonen dieser Gattung und Größe auf der Höhe des Ganglion Facialis, also beträchtlich weiter oralwärts, als die Mündung der Carotis posterior in die eigentliche Aorta, d. h. derjenige Punkt, an welchem Carotis posterior und der Hyrtl'sche erste Aortenbogen zusammentreffen. Die Carotis posterior geht von diesem Zusammenfluss der beiden Stämme in einer der Längsachse parallelen Rich-

[1] Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf zwei Versehen aufmerksam machen, die bei der Tafelerklärung in Ramsay Wright's Aufsatz sich eingeschlichen haben: die mit *orb* bezeichnete Arterie ist nicht eine A. orbitalis, sondern die Carotis externa, und die mit *ob* bezeichnete ist nicht die »Artery accompanying optic nerve«, sondern die A. ophthalmica magna s. chorioidalis.

[2] S. oben Anmerkung pag. 393.

tung nach vorn, etwas ventralwärts gebogen. Auf der mittleren Höhe des Ganglion Facialis, proximal von demselben, zeigt sich ein mit deutlichen, scharf begrenzten Wandungen ausgestattetes Gefäß, welches einen leichten Bogen vor und unterhalb des Facialisganglion bildet und von außen her in die obere Wandung der Carotis sich einsenkt.

Etwas vor dieser Einmündungsstelle findet sich bei einigen Embryonen — auch bei dem dieser Beschreibung zu Grunde liegenden — ein kleineres, noch schmäleres Gefäß, das von der Car. externa abgehend unterhalb des Gangl. Facialis gegen die Spritzlochspalte zu verläuft, aber bald seine Wandungen einbüßt und sich in die dort befindlichen Lacunen verliert. Ich halte es nicht für unwerth, auch dieses kleinen, frühzeitig differenzirten Gefäßes zu gedenken.

Die Car. externa selbst aber steigt nun vor dem Facialisganglion und unter der Vena jugularis nach abwärts, in anfänglich bogenförmiger Krümmung. Dann nimmt sie eine kurze Strecke eine horizontale Richtung an, durchschreitet einen schmalen, von Mesodermzellen erfüllten Raum zwischen dem eigentlichen Facialisganglion und dem der Facialisgruppe zugehörigen, aber dem Trigeminus angelagerten Ganglion des R. buccalis, näher dem letzteren als dem ersteren, und geräth nun nach senkrechtem Laufe mitten zwischen Lacunen, welche hier, im Bereich des Auges und des Oberkiefers, überaus zahlreich gefunden werden. Diese Lacunen entbehren aber, im Gegensatz zur Car. externa, bestimmter Wandungen, so dass es einem geübten Auge bald gelingt, letztere Schritt vor Schritt oder vielmehr Schnitt auf Schnitt immer wieder aufzufinden. (Diese Darstellung bezieht sich auf Horizontalschnitte.)

So erreicht man alsbald einen Schnitt, welcher die von der Spritzlochkieme kommende große Vene in ihrem oberen, gegen das Auge zu gerichteten Laufe trifft. Diese ist gleichfalls mit deutlichen Wandungen versehen, so dass man nicht etwa versucht sein kann, eine der vielen und sehr geräumigen Lacunen für sie zu halten. Die Car. externa steigt außen von ihr herab, gleich weit entfernt von ihr, wie von den Ganglien des Buccalis und Trigeminus; der N. palatinus, aus dem Facialisganglion (G. geniculi) stammend, verläuft hinter der Spritzlochvene nach unten.

Die eben erwähnte Partie der Spritzlochvene ist die dorsal höchste derselben, sie senkt sich auf den folgenden Schnitten nach abwärts, um allmählich, der späteren Hirnbasis näher und näher

rückend, in der Nähe der Hypophysis in die Car. posterior einzumünden und mit ihr die eigentliche Car. interna zu bilden. Auf den weiteren Schnitten trifft man sie daher nicht mehr horizontal, sondern schräg; das durchschnittene Lumen ist elliptisch oder gar rund, d. h. also mehr oder weniger quer getroffen. Für die Beschreibung des weiteren Verlaufes ist die Car. externa ein fester Punkt: ihrer Größe halber und weil sie als Spitze eines ideellen Dreiecks betrachtet werden darf, dessen beide Grundwinkel durch den N. buccalis hinter dem Auge und den N. palatinus über dem Gaumen gebildet werden. In der diese beiden Nerven verbindenden ideellen Grundlinie liegt, näher dem N. buccalis, das kleine, oft kaum zu unterscheidende Lumen der Car. externa, inmitten zahlreicher, bedeutend größerer und mit Blutkörperchen theilweise erfüllter Lacunen.

Aus dem Ganglion Gasseri — welches zu dieser Zeit schon aus Elementen des Facialis und Trigeminus besteht — treten nun drei neben einander liegende Nerven hervor: der N. buccalis, dem Facialis zugehörig, und die N. maxillaris superior und inferior, Äste des eigentlichen Trigeminus. Auf Schnitten liegen sie dicht neben einander, an der Hinterseite des Auges, der N. maxillaris inferior vom Auge etwas weiter entfernt, als die beiden anderen. Allmählich sondert sich jener weiter von seinen bisherigen Gefährten ab und gelangt schräg nach hinten, in größere Nähe der Car. externa. Bald sehen wir Beide unmittelbar neben einander, aber den Nerv augenwärts vor dem Gefäß.

Auf weiteren Schnitten erscheint nun der Oberkieferknorpel in nächster Nähe hinter der Car. externa, so dass sein oberer Rand dieselbe beinahe berührt. Allmählich, weiter ventralwärts, vertauschen Nerv und Gefäß ihre gegenseitige Lage: ersterer tritt dicht an den Oberkieferknorpel heran, letzteres weicht von demselben nach vorn ab und liegt augenwärts vom Nerv, resp. näher dem N. buccalis und maxillaris superior, welche beide aus der Nähe des Bulbus mehr nach hinten getreten sind. An dieser Stelle zeigt sich nun eine Spaltung der Carotis externa. Der eine, hintere Ast begleitet den Nerv. maxillaris inferior auf seinem Wege außen von der Muskulatur des Adductor mandibulae zum Unterkiefer, der andere folgt dem N. buccalis in die Gebiete des infraorbitalen Schleimcanalsystems.

Der hintere Ast wird zu dem von Hyrtl (Rochen pag. 7) Art. maxillaris communis genannten Gefäß, dessen Endäste (l. c. pag. 19) als Art. coronaria oris posterior bezeichnet werden. Ob freilich die Endverästelung ursprünglich dem Gebiet der Car.

externa angehört hat, bleibt um so mehr zweifelhaft, als die Wandungen derselben beim Embryo sich weiter als bis in das Fleisch des Musc. adductor mandibulae nicht verfolgen lassen, dagegen aber eine zahlreiche Menge von Lacunen auftreten, welche sich sehr wohl nachträglich mit dem Hauptgefäß verbunden haben könnten.

Der vordere Ast hält sich fortgesetzt und bis zu seinem Ende in der nächsten Nähe des N. maxillaris superior, mit dem er außen von dem Musc. levator labii superioris vorbeizieht und bis in die Ethmoidalregion hinabsteigt. Er behält seine Wandungen so lange bei, bis der N. maxillaris superior sich in eine größere Zahl von Ästen auflöst; auch dann noch lässt sich das Gefäß deutlich erkennen und verliert sich erst zwischen den zahlreichen Lacunen, welche die Nähe der Nasengrube und der SCHNEIDER'schen Falten andeuten. Bei HYRTL heißt dieser Ast Art. ethmoidalis (cf. pag. 7 u. 19).

Es ist nicht unwichtig, hervorzuheben, dass in dem Embryonalstadium, welches der obigen Beschreibung zu Grunde liegt, der Stamm sowohl wie die beiden Hauptäste der Carotis externa keine Äste oder Zweige auf ihrem Wege empfangen oder abgeben. Erst später bilden sich die Verbreitungsbezirke an ihren peripherischen Abschnitten aus — aller Wahrscheinlichkeit nach durch Verbindung der Hauptäste mit den Lacunen, innerhalb deren sie sich verlieren.

Ich wende mich nun zu der

d. Spritzlochvene.

In einer früheren Studie konnte festgestellt werden, dass die Spritzlocharterie, bevor sie sich in die Schleifen der Spritzlochkieme auflöst, das Blut zweier Arterienbögen aufnimmt, welche dem Conus arteriosus entspringen: der Arteria hyoidea ex parte, nämlich so weit die oft erwähnte Quercommissur der hinteren Hyoidvene Blut derselben in sie überleitet, und der Arteria thyreo-spiracularis. Gleichzeitig giebt sie an derselben Stelle des Zusammenflusses der beiden Quellarterienbögen eine Arterie ab: die Arteria mandibularis. Das Blut, welches diese letztere enthält, scheint aus der Spritzlocharterie in sie zu fließen und durch sie an Theile des Unterkiefers befördert zu werden [1].

[1] Ob das immer der Fall war, bleibe hier einstweilen dahingestellt: die Art. mandibularis muss in ihrer Entwicklung auch bei Selachiern noch den genauesten Beobachtungen unterworfen werden, nachdem bei den Teleostiern festgestellt werden konnte, dass sie ursprünglich direct aus dem Conus arteriosus sich abzweigt und erst nachträglich sich von ihm ablöst. Vgl. die 11. Studie (7. Bd. pag. 164 ff. Taf. 2 Fig. 2 u. 4).

Danach also haben wir es in dem Gefäßstamm, welcher sich in den Blättchen der Spritzlochkieme verzweigt, mit einem mehrfachen, nicht mehr mit einem einfachen arteriellen Kiemenbogen zu thun. Dies vorausgeschickt, nehme ich die Beschreibung seiner Gestalt, seiner Configuration und seines Verlaufes von dem Punkte aus auf, wo er sich in die Blättchen der Spritzlochkieme ergießt, und schildere ihn zunächst auf demselben Stadium eines *Mustelus*-Embryo, von dem auch die vorhergehende Beschreibung der Carotis externa gemacht war.

Aus den Venen der Kiemenblättchen der Spritzlochkieme setzt sich ein Venenstamm zusammen, dessen Dimensionen sehr bedeutend sind, jedenfalls beträchtlich größer, als die der oben beschriebenen Carotis posterior. Zunächst richtet sich der Stamm an der vorderen Seite der Spritzlochtasche nach oben und vorn, beinahe so hoch wie das Dach der Spritzlochspalte. Dann wendet er sich etwas mehr nach innen und vorn, so dass er vor dem aus dem Ganglion Facialis kommenden N. palatinus vorbeizieht. Sein Lumen scheint sich dabei zu erweitern. An der Stelle, wo das Gefäß und der N. palatinus auf derselben Dorsalhöhe angekommen sind — das eine aufsteigend, der andre absteigend — wendet sich das Gefäß nach vorn und beinah in einem rechten Winkel nach unten, gegen den Bulbus zu, wo es zwischen die bereits oben erwähnten großen Lacunen geräth, die den Bulbus umgeben und zwischen denen auch die Carotis externa verläuft. Hier macht es einen leichten Bogen, dessen Concavität dorsalwärts gerichtet ist. Sein Lumen wird dabei immer größer — bedeutender als das irgend eines anderen Aortenbogens. Es zieht sich nun mehr und mehr gegen die Mittelebene des Körpers zu. Vor ihm liegt der Venensinus des Bulbus und das Ganglion des Oculomotorius. Sagittalschnitte trafen bei der letztbeschriebenen Partie das Gefäß eher der Länge nach, je näher sie aber jetzt der Mittelebene des Körpers kommen, um so mehr treffen sie es im Querschnitt, weil die Verlaufsrichtung beinah senkrecht auf die Sagittalebene geworden ist.

Nachdem das Gefäß an jenen Ganglien vorbeigezogen ist, giebt es in spitzem Winkel einen Ast ab, der in der Richtung auf den Bulbus zu verläuft, ja geradezu auf die neben einander liegenden Ganglion ciliare und Oculomotorii gerichtet ist. Ich werde sofort von diesem Gefäße speciellere Nachricht geben. Der Hauptstamm der Spritzlochvene zieht dann weiter nach innen und verbindet sich mit der unterhalb der Hypophysis hervortretenden Carotis posterior

gerade an derjenigen Stelle, wo dieselbe, wieder paarig geworden, nach beiden Seiten aus einander weicht und sich anschickt, auf die Seiten des Infundibulum überzugehen.

An dieser Stelle erreicht die Spritzlochvene ihr Ende.

e. Die Arteria chorioidalis.

Unter diesem Namen, welchen Joh. Müller bereits angewandt hat, will ich das Gefäß verstanden wissen, welches ich, als aus der Spritzlochvene hervorgehend, so eben erwähnt habe. Joh. Müller nennt es auch A. ophthalmica ciliaris (Myxinoiden pag. 238), bei den Ganoiden (l. c. pag. 233) A. ophthalmica und bei den Teleostiern (l. c. pag. 223) A. ophthalmica magna. Dies Gefäß hat ebenso wie die Spritzlochvene und -Arterie zu lebhaften Debatten zwischen Joh. Müller und Hyrtl geführt, welchem letzteren Demme secundirt. Auf diesen Streit werde ich weiter unten eingehen. Zunächst beschreibe ich seinen Verlauf bei dem oben benutzten *Mustelus*-Embryo von 26 mm Länge.

Die Arteria chorioidalis zweigt sich von der Spritzlochvene in ihrem oberen Laufe, ehe sie in die Carotis posterior resp. die Car. interna einmündet, ab und geht nach außen und vorn gegen den Bulbus zu. Ihr Querschnitt ist bedeutend geringer als der der Spritzlochvene. Nach kurzem, gerade gerichtetem Verlaufe gelangt sie von innen und unten in die Nähe des Oculomotorius gerade an der Stelle, wo derselbe das Gl. Oculomotorii bildet — wohl zu unterscheiden von dem damit oft verwechselten Gl. ciliare, welches höher hinauf liegt! — durchsetzt dasselbe, wobei ihr Lumen stark verringert wird, tritt an der Außenseite des Ganglion wieder hervor, schlägt sich um den dicht daneben liegenden Musc. obliquus inferior herum und begiebt sich rückläufig in das Mesodermgewebe, welches die hintere Augenblasenwandung von der Kuppe der die Augenmuskeln bildenden vordersten Kopfhöhle trennt. In demselben läuft sie bis zur anderen Seite des Bulbus, dicht angelagert dem Nerv. ophthalmicus profundus, der proximalwärts von ihr, gleichfalls vom Gl. ciliare ausgehend, diesen Raum durchsetzt, aber weiter als die Arterie über ihn hinaus in die Ethmoidalregion vordringt.

Sowohl über die erste Anlage wie über die spätere Ausbildung dieser Arterie wird weiter unten gehandelt werden: hier will ich nur aussprechen, dass ihre spätere Auflösung in zahllose Gefäßverästelungen die Chorioidea erzeugt, wesshalb von allen für sie ver-

wendeten Namen als der beste und brauchbarste der Name Art. chorioidalis erscheint.

f. Die Carotis interna.

Als Car. interna will ich hier dasjenige Gefäß beschreiben, welches aus dem Zusammenfluss der Carotis posterior mit der Spritzlochvene hervorgeht und an der Seite des Infundibulums zwischen diesem und dem Bulbus weiter nach vorn verläuft.

Die Carotis interna nähert sich, von diesem Punkte aus gesehen, zunächst dem Augenstiel. In seiner Nähe angekommen entsendet sie in rechtem Winkel nach außen ein kleineres Gefäß, welches in gerader Richtung verläuft und sich dem Augenstiel anlegt. Es ist die Art. ophthalmica minor (?) Joh. Müller's (Myxinoiden pag. 257) oder Art. ophthalmica Hyrtl's (Haie. Tafelerklärung pag. 273), die Art. centralis Retinae der höheren Thiere. Wir werden ihren Verlauf weiter unten beschreiben.

Nach Abgabe dieses Gefäßes überbrückt die Carotis interna den Augenstiel dorsal, und wendet sich seitwärts vom Vorderhirn nach unten. Hier giebt sie wieder einen Zweig ab, bei Hyrtl (Haie, Tafelerklärung) als »Ast zum Bulbus olfactorius« bezeichnet, biegt sich aber gleichzeitig dorsal aufwärts, macht die Beugung des Gehirns mit und verläuft nun an der Seite des Mittelhirns als Art. profunda cerebri nach hinten.

g. Arteria centralis Retinae.

Um die Verwirrung nicht noch zu steigern, welche durch die Benennung Art. ophthalmica, ophthalmica magna und minor, Vena ophthalmica etc. etc. in bedenklicher Weise die Erkenntnis der an sich schon verwickelten Beziehungen der Augengefäße erschwert, will ich den eben erwähnten Ast der Carotis interna unter dem von den Säugethieren entlehnten Namen auch bei den Selachiern bezeichnen.

Derselbe entspringt aus der Carotis interna, wie gesagt, bevor dieselbe den Augenstiel kreuzt, verläuft in gerader Richtung nach außen, anfänglich oberhalb des Augenstiels, aber etwas von ihm entfernt, nähert sich ihm dann, indem sie zugleich an seine hintere Seite tritt, schließlich liegt sie ihm dicht auf der Unterseite an. In ihrem Verlauf macht sie also eine halbe Spiralwendung um den Augenstiel. Sobald sich aber aus dem Augenstiel die secundäre Augenblase aufbaut, liegt die Arterie in dem Bezirk der späteren Retinalspalte, d. h. zwischen den Lippen der beiden an der Unter-

seite zusammenstoßenden Kugelhälften der secundären Augenblase. Dort verläuft sie anfänglich außerhalb der äußeren oder hinteren Wandung derselben, tritt dann aber in schräger Richtung in das Innere, ungefähr an der Stelle, wo der Musc. obliquus inferior endet. Dabei ist sie umgeben von Mesodermzellmasse, die wie ein durch die Retinaspalte in das Innere des Bulbus eingeklemmter Zapfen erscheint; in demselben macht sie eine Anzahl Schleifen, tritt dann an der Außenseite des Zapfens wieder aus der Retinaspalte hervor und bildet einen großen Gefäßring außen um die äußere Lamelle der secundären Augenblase ungefähr an der Stelle, wo die spätere Iris sich von derselben differenzirt.

E. Beschreibung des Carotidensystems bei Rochen-Embryonen.

a. Carotis posterior.

Die Beschreibung, welche Joh. Müller (l. c. pag. 237) von diesem Gefäße der Rochen giebt, ist etwas schwankend. Es heißt dort:

»Die Carotis cerebralis posterior schließt keinen Circulus cephalicus, sondern dringt jederseits allein ein, und zwar nicht durch die Schädelbasis selbst (wie bei den Haien) sondern durch die Basis des vorderen breiten Theiles des Rückgrats, in geringer Entfernung vom Hinterhauptsgelenk, so dass sie einer Wirbelarterie gleicht. Monro hat dieses Gefäß auf seiner ersten Tafel abgebildet, sowie auch eine aus dem Kiemenvenencirkel am ersten inneren Kiemenloch oder aus dem Anfang der Vena branchialis communis abgehende Carotis externa, die an der Seitenwand des Schädels vorwärts geht, und sich an der unteren Seite der Schnauze und in der Nase verzweigt. Das Hirn der Rochen bekommt sein Blut wie bei den Haien von 4 Stellen, durch das Foramen opticum von den beiden vorderen Carotiden, welche dem Gefäßsystem der Pseudobranchie angehören, und durch die beiden hinteren Carotiden. Beiderlei Gefäße verbinden sich an den Seiten des Gehirns und in der Mitte seiner Basis, und nach hinten geht die Spinalarterie ab.«

Hyrtl (Rochen pag. 9) machte bereits darauf aufmerksam, dass Joh. Müller mit dieser Beschreibung einen beträchtlichen Irrthum begangen hat. Hyrtl weist nämlich nach, dass die Arterie, der Joh. Müller den Namen Carotis cerebralis posterior giebt, eine aus dem Verbindungsstück der Venen des zweiten und dritten Kiemen-

sackes hervorgehende Art. vertebralis, oder, wie Hyrtl sie nennt, A. musculo-spinalis, ist. Mit dieser Correctur hat Hyrtl offenbar Recht; Joh. Müller hat der Feststellung dieser Verhältnisse entgegen seiner sonstigen Art zu wenig Aufmerksamkeit gewidmet, weil ihm offenbar kein theoretisches Interesse damit verknüpft schien.

Hyrtl selbst beschreibt die Carotis posterior, die er Carotis communis nennt, vollkommen richtig. Er lässt sie hervorgehen »aus dem oberen Ende der Vene der vorderen Wand des ersten Kiemensackes, bevor diese mit der gleichen Vene der hinteren Kiemensackwand sich verbindet«, d. h. mit anderen Worten: aus der hinteren Hyoidvene. Nur Eins darf bei dieser Beschreibung nicht vergessen werden: die Wendung »bevor sich diese [d. h. die hintere Hyoidvene] mit der gleichen Vene der hinteren Kiemensackwand verbindet«, bezieht sich auf die secundäre Verbindung der hinteren Hyoidvene mit der vorderen Glossopharyngeusvene, über welche ich schon oben pag. 399 mich ausgesprochen habe. Diese Verbindung hat zur Folge, dass ein Theil des Blutes aus dem Glossopharyngeusbogen in die Carotis posterior gelangt.

Eine weitere Complication aber entsteht durch andere Angaben Hyrtl's. Nach ihm entspringt eine Arteria temporo-maxillaris »bei *Raja batis, R. miraletus* und bei *Myliobatis aquila* aus der Vene der hinteren Wand des ersten Kiemensackes [vordere Glossopharyngeusvene], bei *Raja clavata* dagegen aus dem Stamme, welcher durch die Vereinigung der Vene der vorderen und hinteren Blattreihe des ersten Kiemensackes gebildet wird, und zwar sehr nahe an der Vereinigungsstelle«. So gleichgültig diese Angaben Demjenigen erscheinen mögen, der sich nicht eingehender mit diesen Verlaufsverhältnissen beschäftigt und keine tiefer gehenden Folgerungen an dieselben knüpft, so wichtig erscheint es mir von meinem Standpunkte aus, die wahre Natur dieser Gefäße festzustellen und keine Zweifel über die richtige Interpretation derselben bestehen zu lassen. Ich citire desshalb wörtlich, was Hyrtl angiebt.

Auf pag. 5 heißt es von *Torpedo Narke:*

»Nebst den an der dorsalen Commissur der Kiemensäcke hervortretenden Aortenwurzeln entstehen an der oberen Commissur des ersten Kiemensackes noch zwei arterielle Verlängerungen, von denen die eine die Bedeutung einer Arteria temporalis anspricht, während die andere sich als Carotis communis ramificirt. Die Carotis geht aus dem oberen Ende der Vene der vorderen Wand des ersten Kiemensackes hervor, bevor diese mit der gleichen Vene der

hinteren Kiemensackwand sich verbindet. Die Arteria temporalis dagegen entspringt aus einem ziemlich starken Venenstämmchen, welches sich nur aus einigen obersten Kiemenblättchen des ersten Kiemensackes in der Gegend seiner oberen Commissur hervorbildet, und sich in die Verbindungsstelle der vorderen und hinteren Vene des ersten Kiemensackes inserirt, so dass das ableitende Gefäß des ersten Kiemensackes eigentlich aus drei Venen zusammengesetzt wird.

»1) Arteria temporalis. Sie liegt anfangs dicht über der Carotis. Ihr Ursprung wird vom zweiten Nerv des electrischen Organs bedeckt, unter welchem das Gefäß sich auf die Dorsalfläche des Kiefersuspensoriums begiebt. Es liegt daselbst anderthalb Linien von der breiten Insertion dieses Suspensoriums an der seitlichen Schädelkapselwand entfernt, und wird von einem sehr mächtigen Muskel bedeckt, welcher von der Seitenwand der knorpeligen Schädelkapsel zur dorsalen Fläche des Suspensoriums, und mit einem sich von der Gesammtmasse isolirenden hinteren dicken Bündel zum Zungenbein-Kiemenbogen geht. Die von ihm bedeckte Art. temporalis versorgt ihn mit Zweigen, ohne sich jedoch gänzlich in ihm zu verlieren. Sie verlängert sich vielmehr mit einer allerdings sehr schwachen Fortsetzung über seinen vorderen Rand hinaus, und erreicht die hintere Peripherie des Spritzloches, indem sie über den ersten Nerv des electrischen Organs in gerade nach vorn gehender Richtung wegläuft. Ihre endliche Auflösung findet sie in der hinteren Wand des Spritzcanals, dessen Knorpelstütze und Muskeln.«

Ähnlich wird die bereits oben erwähnte Art. temporomaxillaris l. c. pag. 21) beschrieben.

Diesen Angaben durch sorgfältige Musterung von Schnitten sehr verschieden großer *Torpedo*- und *Raja*-Embryonen nachzuforschen, und ihre Entstehung festzustellen, erschien mir sehr wichtig.

Es ergab sich, dass bei *Raja*-Embryonen schon ziemlich früh eine Verschmelzung des Lumens der hinteren Hyoidvene mit dem der vorderen Glossopharyngeusvene eintritt.

Was dann die Art. temporalis anlangt, so schien es mir anfangs schwierig, sie zu entziffern, und ich war nicht abgeneigt, ihr trotz ihrer Vertheilung in visceralen Muskeln den Charakter einer Vertebralis beizulegen. Davon hielt mich aber die genauere Erforschung ihres Ursprunges schließlich eben so sehr ab, wie ihre Verbreitung. Freilich, erwägte man jenen nur nach dem Befunde an erwachsenen Thieren, so ließe sich ihre Deutung als Vertebralis vertheidigen, denn sie könnte als aus dem Circulus cephalicus ent-

springend angesehen werden, aus dem bei Haien, wie oben geschildert, mehrere der vordersten Vertebrales hervorgehen. Aber die Embryologie erhebt hiergegen Widerspruch: der Circulus cephalicus der erwachsenen Rochen ist ein anderer als der der Embryonen und schließt in sich Gefäßbezirke, die sicherlich den Kiemen-Arterienbögen, nicht den primitiven Aortenstämmen entsprechenden Verbindungsstücken angehören. Und aus einem solchen Kiemen-Arterienbezirk entsteht offenbar die Art. temporalis.

Ich suchte nun ihrem Ursprunge nach und fand bei *Torpedo*-Embryonen, dass sie aus den schon öfters beschriebenen Lacunen hervorgeht, welche außerhalb und vor der Anlage des Hyomandibulare hinter der Spritzlochspalte sich vorfinden. Diese Lacunen verbinden sich allmählich zu einem Gefäße, das in die obere Wandung der hinteren Hyoidvene einmündet, nicht weit von der Stelle, wo diese in nächster Nähe der vorderen Glossopharyngeusvene gelegen ist. Anfänglich hat also auch dieses Gefäß einen mehr ventralen Verlauf, d. h. von seiner Einmündungsstelle — oder Abgangsstelle — verläuft es erst nach vorwärts, dann krümmt es sich nach außen und unten und verästelt sich in der Weise, wie Hyrtl es beschreibt, an dem Hebemuskel des Hyomandibulare und in der Hinterwand des Spritzlochsackes. Durch die allmählich horizontaler werdende Lagerung des Hyomandibulare und seiner Muskulatur, sowie durch die beinahe rein dorsal werdende Lagerung der Spritzlochspalte erlangt auch die Art. temporalis eine Richtung, die den Glauben nähren konnte, man habe es in ihr mit einem Gefäß zu thun, das dem Vertebralsystem angehöre und ursprünglich Blut zu der Urwirbelmuskulatur und zum Rückenmark gebracht habe. Das ist aber unzweifelhaft unrichtig, vielmehr gewinnt die Art. temporalis eine nicht unbeträchtliche morphologische und phylogenetische Bedeutung, wenn man sie als den letzten Rest eines zwischen Hyoid- und Spritzlochspalte befindlichen Bogens — ob Vene? ob Arterie? — ansieht, welcher seine Verbindung mit dem Conus arteriosus oder einer der aus ihm hervorgehenden Arterien verloren hat und nun als peripherisch verzweigte Arterie das Blut im umgekehrten Sinne von der hinteren Hyoidvene gegen die Peripherie befördert.

Der weitere Verlauf der Carotis posterior bietet bei den Rochen dieselben Erscheinungen wie bei den Haien. Die Hyoidvene wendet sich nach vorn: auf der Höhe der breiten Spritzlochspalte trifft sie zusammen mit dem sog. ersten Aortenbogen Hyrtl's. Nach dieser Einmündung zeigt sich die Abgangsstelle der Carotis externa, da-

nach wendet sich die Carotis posterior nach innen gegen die spätere Basis cranii zu, und nachdem die Gefäße beider Seiten, eine Zeitlang convergirend, sich einander genähert haben, verschmelzen sie zu kurzem gemeinsamem Laufe, um dann unter der Hypophysis wieder aus einander zu weichen und von hinten und von der Seite her die Spritzlochvene in sich aufzunehmen.

b. Das Verbindungsstück zwischen Carotis posterior und Aorta.

Ich habe unter diesem Titel auf pag. 394 ein Gefäß beschrieben, das bei allen Haifischen, sowohl Embryonen wie auch erwachsenen Formen, gefunden wird. HYRTL nannte es den eigentlichen ersten Aortenbogen — wir sahen aber, dass sein morphologischer Werth genauer durch den obigen Namen bezeichnet wird, da es ausschließlich der primitiven Aorta angehört und kein Stück eines seitlichen Arterienbogens in sich schließt, wie alle anderen Aortenwurzeln.

Dies Verbindungsstück fehlt nun den erwachsenen Rochen, wie aus den Beschreibungen von HYRTL hervorgeht. Wenn ihm aber der morphologische und phylogenetische Werth zukommt, den wir eben gekennzeichnet haben, so müssen die Embryonen der Rochen es aufweisen. In der That findet es sich auch bei allen *Torpedo*-Embryonen, die eine Größe von weniger als 12 mm erreicht haben, und unterscheidet sich nur dadurch von dem gleichnamigen Theil bei den Haien, dass keine Spur irgend welcher Vertebralarterien von ihm ausgeht.

Bei Embryonen von 12 mm und mehr ist dagegen nichts mehr von diesem Verbindungsstück zu bemerken: die centrale Beziehung zwischen Carotiden- und Aortensystem endet also bei den Rochen frühzeitig. Auf einer Reihe von Schnittserien bemerkt man freilich noch Reste dieses Gefäßes in Gestalt kleiner Agglomerationen von Blutkörperchen, die von deutlichen Gefäßwandungen umgeben werden. Aber weder an der Carotis posterior noch an der Glossopharyngeus-Aortenwurzel ist irgend eine Andeutung eines abgehenden Gefäßes mehr zu bemerken — woraus folgt, dass die Abschnürung an beiden Enden zuerst geschieht, während die Mitte etwas länger erhalten bleibt.

Ob die Vernichtung dieser Verbindung zwischen Aorten- und Carotidensystem einen Einfluss auf die Communication der hinteren Hyoidvene mit der vorderen Glossopharyngeusvene hat, möge dahin gestellt bleiben.

Jedenfalls haben wir in dieser Obliteration eines primitiven Aortenabschnittes innerhalb der Selachiergruppe das erste Paradigma der bei höheren Wirbelthieren bekannten Obliteration der »Anastomosen« zwischen den hinteren Aortenwurzeln. Nach Rathke's Angaben erhält sich nur bei den Eidechsen die »Anastomose« zwischen drittem und viertem Arterienbogen, während dieselbe bei Schlangen, Vögeln und Säugethieren zu Grunde geht, und somit Carotiden- und Aortensystem getrennt blieben. Bei den Selachiern repräsentiren also in Bezug auf die Anastomose zwischen erstem und zweitem Arterienbogen die Haie die Eidechsen, während die Rochen den übrigen Wirbelthieren entsprechen.

c. Die Carotis externa.

Die Carotis externa der Rochen nimmt ihren Ursprung genau an derselben Stelle, wo ich ihn von den Haifischen beschrieben habe. Das besondere Interesse, das gerade dies Gefäß in morphologischer und phylogenetischer Beziehung einflößt, mag es rechtfertigen, wenn ich an dieser Stelle noch einmal in detaillirter Weise den Verlauf desselben bis an die Peripherie beschreibe, diesmal aber statt horizontaler vielmehr sagittale Schnitte der Beschreibung zu Grunde lege.

Der Abgang der Carotis externa bei den Rochen erfolgt gerade an derjenigen Stelle der Car. posterior, wo ihr Hauptstamm einen Winkel macht und nach innen sich wendet, um weiterhin mit dem gleichnamigen Gefäß der anderen Seite unter der Hypophysis zusammenzustoßen.

Das Gefäß nimmt bei den Rochen, zum Unterschiede von den bisher untersuchten Haien, eine horizontale Richtung nach vorn, biegt dann nach außen, wo es beinah an der Abgangsstelle der Art. chorioidea aus der Spritzlochvene angekommen ist, geht in weitem Bogen um den N. palatinus herum, in seinem Laufe der Unterseite der Vena jugularis dicht angelagert, giebt dann ein kleines Gefäß an den vorderen oberen Rand der Spritzlochspalte ab, dessen periphere Vertheilung dorsal von der eigentlichen Spritzlochvene geschieht, biegt zwischen den großen Lacunen an der Hinterwand des Auges und dem M. levator maxillae superioris nach unten, gegen den Mund zu und gelangt, immer weiter nach unten und außen dringend, dicht an die Oberseite des Oberkiefers. Dort theilt es sich in zwei Äste. Der eine geht vor dem M. adductor mandibulae gerade nach hinten, dicht dem N. maxillaris inferior angelagert, spaltet sich seinerseits in einen inneren, im M. adductor verlaufenden Zweig, und

einen äußeren, der über den Ansatzpunkt des M. levator labii superioris zieht und sich mehr in den äußeren Partien der Kiefermuskulatur vertheilt. An dem Punkt, wo die Car. externa sich dicht an den N. maxillaris inferior anlegt, entsendet sie dann nach außen den zweiten Hauptast, der aber im Durchmesser seines Lumens kleiner bleibt, als der andere, und sich bald nach seiner Abzweigung an den R. maxillaris superior anschließt, mit ihm über den schmalen Bauch des M. levator labii superioris außen vorüberzieht, dann vor diesen Nerv sich lagert und im Bereich seiner Verästelung und der des über ihn hinziehenden R. buccalis Nervi facialis sich gleichfalls verzweigt. Hyrtl nennt die Endäste des ganzen Gefäßes Art. coronaria oris posterior, ethmoidalis und rostralis.

d. Die Spritzlochvene.

Wer Hyrtl's Darstellung des Verlaufs der Spritzlochvene bei *Torpedo Narke* und bei *Raja clavata* mit einander vergleicht, wird auf eine Abweichung aufmerksam werden, die von nicht geringem Interesse ist. Bei *Raja clavata* findet man, dieser Beschreibung zufolge, eine Disposition der Spritzlochgefäße, welche mit derjenigen der Haifische fast durchweg übereinstimmt — verschieden ist hauptsächlich nur das Kaliber der Spritzlochvene, die bei Haifischen sehr beträchtlich, bei *Raja* aber nur unansehnlich ist. Bei *Torpedo Narke* sucht man aber nach der Spritzlochvene überhaupt vergebens, es existirt keine Verbindung zwischen dem Spritzloch und dem Circulus cephalicus, zwischen Spritzloch und Auge, und so wird ein Zustand der Dinge geschaffen, welcher eine Reihe von Auffassungen durchkreuzt, die man über die Beziehungen der Spritzlochkieme und ihrer Gefäße zum Gehirn und Auge festhalten zu dürfen glaubte.

Hyrtl selbst ist sich bei der Anatomie einer injicirten *Raja* darüber klar geworden, dass sein Widerspruch gegen die von Joh. Müller gelehrte Bedeutung der Spritzloch- und Augengefäße (Myxinoiden pag. 63—65) kaum aufrecht erhalten werden kann. Nach Joh. Müller geht die Richtung des Blutstroms vom ventralen Theile der Hyoidvene zur Spritzlochkieme, durch sie hindurch zur Spritzlochvene und von dieser theils in den Circulus cephalicus, theils durch die Art. chorioidalis s. ophthalmica magna zum Auge. Joh. Müller hat dieser Beschreibung die Verhältnisse der Haifische zu Grunde gelegt, bei denen die Spritzlochvene zeitlebens ein starkes Gefäß darstellt. Hyrtl glaubt gegen diese Doctrin geltend machen

zu müssen, dass, da zwei Arterien zum Auge verliefen — eben diese als A. chorioidalis beschriebene und die aus der Carotis interna längs des Opticus verlaufende A. ophthalmica, welche als das Homologon der A. centralis Retinae der Säugethiere anzusehen ist — eine derselben, und zwar die A. chorioidalis, als Vene betrachtet werden müsse, welche das verbrauchte Blut des Auges zur Spritzlochkieme zurückbefördere und von dort in die hintere Hyoidkieme gelangen lasse, wo es von Neuem athme.

Bei *R. clavata* hat Hyrtl sich nun überzeugt, dass die Spritzlochvene ein bedeutend kleineres Lumen habe, als die Spritzlocharterie, darum also nicht in der von ihm angenommenen Weise das Blut zur Spritzlochkieme und durch sie hindurch befördern könne. Ebenso hat er erkannt, dass die Spritzlochvene sich aus den Venen der Kiemenblättchen hervorbilde, die Arterie aber in die Arterien der Kiemenblättchen auflöse — aus beiden Gründen lässt er also Joh. Müller's Behauptung um so mehr als »möglich« gelten, als eine besondere Vena ophthalmica nun auch von ihm gefunden worden sei, die das Blut aus dem Auge zur Jugularis befördere.

Es muss Wunder nehmen, dass Hyrtl nicht durch die von ihm selbst aufgedeckten Verlaufsverhältnisse dieser Gefäße bei *Torpedo Narke* viel entscheidendere Argumente zu Gunsten der Müller'schen Deutung gewonnen hat. Denn wie soll bei *Torpedo* das Blut durch die A. ophthalmica magna s. chorioidalis zur Spritzlochkieme gelangen, da doch eine Spritzlochvene gänzlich fehlt? Die A. chorioidalis bei *Torpedo* kommt direct aus der Carotis posterior, nachdem dieselbe jederseits um die Hypophysis herumgegangen ist, und geht längs des knorpligen Augenstiels in den Bulbus hinein. Wäre sie in der That eine Vene, so müsste also das Blut aus dem Auge in die Carotis posterior gelangen — eine unzulässige Vorstellung. Vielleicht aber hat Hyrtl die Homologie der Art. chorioidalis des Zitterrochens nicht erkannt, da sie eben nicht mit einer Spritzlochvene in Zusammenhang steht; er nennt sie einfach A. ophthalmica (l. c. pag. 6), beschreibt auch keine andere A. ophthalmica, die jedenfalls seiner Aufmerksamkeit entgangen ist — und so ist er in den obigen Irrthum verfallen.

Um so interessanter ist es, diese abweichenden Circulationsverhältnisse bei *Torpedo* in ihrem Zustandekommen aufzusuchen und festzustellen, wie sich die Embryonen gegenüber den Erwachsenen verhalten.

Es ergiebt nun die Beobachtung, dass die Spritzlochvene bei

Torpedo sich in ihrer ersten Anlage und in ihren Beziehungen zu anderen Gefäßen durchaus ebenso verhält wie bei *Raja* und den Haien. Zwischen letzteren beiden aber zeigt sich frühzeitig ein Unterschied in der Weite der Spritzlochvene: während dieselbe bei den Haien fortgesetzt ein sehr beträchtliches Caliber besitzt, welches dasjenige der Carotis posterior übertrifft, so vermindert sich dasselbe bei *Raja* schon frühzeitig und ist im ausgewachsenen Thiere bedeutend geringer als das der Carotis posterior. Dieser Unterschied geht ins Extrem bei *Torpedo*: während die Carotis posterior einen sehr großen Durchmesser erlangt, sieht man, wie von Stadium zu Stadium die Spritzlochvene zurückgeht, bis sie bei Embryonen von 27 mm Länge zwischen ihrer Einmündungsstelle in die Carotis posterior und dem Spritzloch obliterirt und bei Embryonen von 28 mm schon gänzlich resorbirt ist.

Es scheint somit selbstverständlich, dass die Spritzlochvene nicht Blut vom Auge zur Spritzlochkieme befördern konnte, wie es Hyrtl postulirte, vielmehr umgekehrt Blut aus der hinteren Hyoidvene durch die Spritzlochkieme hindurch zum Gehirn und zum Auge leitete. Wäre sie der einzige Canal gewesen, der das Blut zu diesen Organen brachte, so hätte sie natürlich nie unterbrochen werden können, da aber der große Strom der Carotis posterior besteht, so war die Verbindung mittels der Spritzlochvene weniger entscheidend.

Die beiden Gegner von damals berühren aber auch in der Debatte die Frage von der Bedeutung der Spritzlochkieme, von der Inconstanz ihres Auftretens, und suchen diesen Umstand für die streitige Frage von der Richtung des Blutstromes in diesen Gefäßen zu verwerthen. Eine Kieme, eingeschaltet in den Weg eines großen Gefäßes, welches sauerstoffreiches Blut befördert, erscheint Hyrtl widersinnig und ein Beweis dafür, dass Joh. Müller's Deutung sich nicht halten lasse; während Joh. Müller seinerseits keine Schwierigkeit darin sieht, das Blut noch einmal im Capillarnetz der Spritzlochkieme athmen zu lassen, eventuell dieselbe als Wundernetz fungiren lässt, welches dazu bestimmt sein könnte, den Lauf des Blutes zu verlangsamen. Indessen hängt das Dasein der Spritzlochkieme resp. der Pseudobranchie jedenfalls ursprünglich mit anders regulirtem Blutlauf zusammen, wie ich ihn in der 11. Studie pag. 145 bei Teleostiern beschrieben habe: die Spritzlochkieme diente den Vorfahren der Selachier sicherlich zur Oxydation des Blutes, das aus der Art. thyreo-spiracularis, unvermischt mit irgend welchem Blute

der Hyoidvene, gegen Gehirn und Auge verlief — und erst, als die Verbindung der Art. thyreo-spiracularis mit dem Conus arteriosus abgebrochen, dagegen die mit der ventralen Verlängerung der Venen eingerichtet ward, erst da begann die Spritzlochkieme ihre Dignität als Athmungsorgan einzubüßen, sie bildete sich zurück und ging bei vielen Gruppen gänzlich ein. Ob sie aber nicht bei einigen Teleostiern ein neues Amt erlangt hat, wäre wohl sehr der Erwägung und Untersuchung werth.

Zu welchen außerordentlich wichtigen Functionen aber der Spritzlochcanal selbst berufen ward, ist allgemein bekannt, und so bildet die Geschichte der Spritzlochkieme eines der klarsten Beispiele für das Princip des Functionswechsels; die Erörterung seiner ursprünglichen Verhältnisse gewinnt also schon aus diesem Grunde beträchtliche Wichtigkeit.

e. Die Arteria chorioidalis s. ophthalmica magna.

Bei den Rochen, zunächst bei *Raja*, scheint diese Arterie mehr ein Ast der Carotis interna, als der Spritzlochvene zu sein, da ihre Richtung sie eher als eine nach außen gerichtete Fortsetzung des das Infundibulum umgreifenden großen Centralgefäßes ansehen lässt, denn als der frühzeitig sich rückbildenden Spritzlochvene. Letztere erscheint eben desshalb als ein in die Art. chorioidalis von hinten her einmündendes Gefäß, welches senkrecht auf jenes das Infundibulum umgreifende Gefäß und ebenso senkrecht auf die seine Verlängerung bildende Art. chorioidalis gerichtet ist.

In allen übrigen Beziehungen entspricht der Verlauf der A. chorioidalis bei den Rochen demjenigen, der oben von den Haien beschrieben ist. Ihre Beziehungen zum Gl. Oculomotorii sind sehr deutlich, und ganz besonders klar ist es, dass dies nicht Beziehungen zum Gl. ciliare sind, da letzteres bei den Rochen außerordentlich groß ist, ebenso wie auch der von ihm ausgehende N. ophthalmicus profundus eine mächtige Entfaltung erreicht. Die A. chorioidalis schlägt sich gleichfalls um den M. obliquus inferior herum, biegt dann um und begiebt sich hinter die Augenblase, wo sie mit beträchtlichem Lumen bis an den Vorderrand der Mesodermkapsel verläuft, die den späteren Bulbus bildet.

f. Die Carotis interna

bietet ebenso wenig, wie die

g. Arteria centralis Retinae

Abweichungen von dem Verlaufe, der bei den Haien oben beschrieben ist. Nähere Angaben über die beiden Augengefäße werden in einer besonderen Studie gemacht werden.

Die vorstehende Darstellung, zumal die zu Anfang derselben gegebene Auseinandersetzung der Art und Weise, wie man sich vorzustellen habe, dass vordere Aortenbögen zu peripherischen Arterien des Kopfes geworden seien, hätte ich heute wohl nur in Einzelheiten anders gefasst, als ich sie vor vier Jahren niederschrieb. Auch schon in der 7. Studie pag. 7, 25 und an anderen Stellen habe ich nachdrücklich darauf hingewiesen, dass die vielen Lacunenbildungen im Hyoid- und Mandibularbogen zu denken gäben und wohl auf früher existirende Arterienbögen zurückbezüglich wären. Dass in dem so eben abgedruckten Manuscript der Carotidenstudie geradezu verschiedene Körperarterien, wie die A. temporalis der Rochen, die Carotis externa und die A. mandibularis, direct auf Arterienbögen der Selachiervorfahren zurückgeführt werden, die durch den Ausfall vorderer Kiemenspalten resp. ihre Verschmelzung zur Thyreoidea und zur Mundspalte gezwungen worden seien, ihren ursprünglichen Zusammenhang mit dem Conus arteriosus aufzugeben, wird gewiss nach den jetzt gelieferten Aufschlüssen über den thatsächlichen Metamerenstand des Vorderkopfes als eine damals vielleicht höchst gewagte, heute aber fast unabweisbare Hypothese angesehen werden.

Denn wenn wir annehmen müssen, dass ursprünglich den Ursegmenten auch des Vorderkopfes Kiemenspalten und mit den Kiemenspalten Gefäßbogen entsprochen haben, so ergiebt sich, dass von diesen Dingen entweder noch vorhandene Reste in verschiedenartigster Umbildung vorhanden, oder aber Spuren ihrer einstmaligen Existenz in der Embryonalentwicklung aufzufinden sein müssen. An dieser Stelle interessiren uns indessen nur die Gefäße, und so können wir direct das Postulat stellen, die gesammten Gefäße des Vorderkopfes auf die auf pag. 375 erörterten Kriterien zu untersuchen, um zu ermitteln, wie viele der Vorderkopfgefäße — ich meine die vor der Ohrblase gelegenen — auf umgewandelte Branchialbogen zurückführbar sind, d. h. wie viele Gefäße ursprünglich mit dem Conus arteriosus in Zusammenhang gestanden haben, in denen darum auch ursprünglich der Blutlauf ein dem jetzigen

entgegengesetzter gewesen sein muss. Gewiss werden sich einer solchen Aufgabe große Schwierigkeiten in den Weg stellen, und wer die schier unentwirrbaren Lacunenräume des Vorderkopfes und des Mandibular- und Hyoidbogens bei Selachierembryonen aus eigener Anschauung kennt, wird fast an ihrer Lösbarkeit verzweifeln wollen. Ich bin aber zuversichtlicher; und sind wir so weit gekommen, so wird eine kritische Analyse der Embryonalbefunde auch noch weiter helfen und die Einreden der vergleichenden Anatomie werden uns nicht mehr hindern können, der bisher geltenden Tradition vollständig Valet zu sagen.

Ehe ich aber diesen Abschnitt schließe, will ich noch eine Hypothese zur Erörterung bringen, welche sich auf das gegenseitige Verhältnis der Branchial- und Vertebralgefäße bezieht. Es kommt mir nämlich zweifelhaft vor, ob der anscheinend unvereinbare Gegensatz dieser beiden Arteriensysteme wirklich ein ursprünglicher ist, und ob kein indifferenter Ausgangspunkt gefunden werden könnte, von dem aus die Divergenz ihrer Entwicklung und Function abzuleiten sei.

Da es meine Absicht ist, in dieser Studie Nichts zur Sprache zu bringen, was die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers noch jenseits der hier festgehaltenen Grenze, also über den Wirbelthiertypus hinaus, ins Auge fasst, so gehe ich nicht auf die Erörterung der Frage ein, wie wir uns die ursprünglichste Vascularisation des Körpers zu denken haben, sondern bleibe bei den vom Embryo ohne Weiteres abzulesenden Verhältnissen stehen. Aber auch schon bei einer solch limitirten Aufgabe beschleicht mich der Gedanke, es möchte weiterer kritischer Untersuchung gelingen, nachzuweisen, dass Vertebral- und Branchialgefäße von Anfang an für jedes Segment eine Einheit darstellten, dass somit die Angiomerie den denkbar einfachsten Charakter besaß, der erst durchbrochen ward, als das Überwuchern der Kiementhätigkeit, ihre Redution auf wenige große Branchien auch die Gestaltung des Gefäßsystems beeinflusste und auf eine große Concentration hinführte, der denn auch die Ausbildung des gegenwärtigen Herzens zu danken wäre. Da mit dieser Concentration der branchialen Thätigkeit eine entsprechende Abnahme der Beweglichkeit der vorderen Körperregion verbunden war, so gingen eben viele Myotome Verschmelzungen ein — wir haben davon jetzt die Beweise! — und mit ihnen verringerte sich auch Zahl und Ausdehnung der Vertebralarterien. Wo wir sie aber noch im Kopfe finden, können wir vielleicht annehmen, dass sie Exponenten von früher existirenden Branchialgefäßen sind.

5. Metamerie des Kiemenskelettes.

Dass die Morphologie in Gestalt der vergleichenden Anatomie bei den Versuchen zur Lösung des Kopfproblems gehandelt hat, wie Jener, der das Pferd beim Schwanze aufzuzäumen begann, lag vielleicht in der Natur des Ursprungs dieser Wissenschaft, was ich schon in einer früheren Studie zu erklären suchte. Das Skelett, auf welches die ersten Anläufe sich gründeten, ist in der That die letzte Production der Organismen gewesen, deren Verständnis resp. deren Zustandekommen aus einfacheren Grundlagen zu finden war. Und da diese Versuche aus einer Zeit datiren, wo die Descendenztheorie entweder noch gar nicht existirte oder der LAMARCK'sche Anlauf durch CUVIER zurückgedrängt ward, so ist nicht wunderbar, dass die Skelettmorphologie noch mit vollen Segeln in die Gegenwart hineinfuhr, und ihre letzten Spuren auch heute noch nicht ganz verwischt sind.

Das Verschmelzen, das Ausfallen der Wirbel, die Abgliederung und Differenzirung vom Wirbel waren die Factoren, auf welche man zunächst die Mannigfaltigkeit der Wirbelthierskelette gründete. Obere Bögen, untere Bögen, Querfortsätze, Dornfortsätze, Rippen und Kiemenbögen — wer das in eine schematische Einheit zu bringen wusste, der hatte Aufgaben der Vergl. Anatomie gelöst, die ihrer Zeit von hoher Bedeutung waren. Und so sehen wir noch heute in Hand- und Lehrbüchern die Darstellung des Baues der Wirbelthiere vom Skelett anfangen und daran die übrigen Organsysteme sich knüpfen.

Die Zeit ist wahrscheinlich nicht fern, wo eine andere Praxis Platz greifen wird, sollte es auch zunächst aus didaktischen Gründen schwerer sein, das zu Überliefernde in mehr rationeller Weise zu gruppiren.

Ich habe eben ausgesprochen, dass das Skelett die letzte Production des Organismus gewesen sei. In der That leuchtet das so sehr ein, dass man es eigentlich gar nicht auszusprechen brauchte. Indessen ist es doch gut, sich daran zu erinnern im Hinblick auf die weiteren Fragen: Wie, wo und wann trat das Skelett zuerst auf? Mit diesen Fragen betreten wir sofort das Gebiet der Controverse.

Als ersten Skelettanfang sehen wir bei dem Versuche, diese Fragen zu beantworten, das Auftreten der Knorpelzellen an, und um den Zeitpunkt des phylogenetischen Anfangs des Knorpels in der Reihe der Vorfahren der Wirbelthiere zu bestimmen, bleibt uns zunächst kein anderer Weg, als das Studium der Ontogenese der

Selachier und Cyclostomen. Beide berichten übereinstimmend, dass die Knorpelentwicklung in den Kiemenbögen auftritt.

Man sollte nun im gewöhnlichen Lauf der Dinge und nach den herkömmlichen Maximen phylogenetischer Forschung ohne Weiteres schließen: die erste Skelettbildung bei den Vorfahren der Wirbelthiere habe am Kopf angefangen in Gestalt seitlicher Knorpelspangen. Wer anders schließt, hat Gründe anzugeben, wesshalb er dem Zeugnisse der Ontogenie die Gültigkeit bestreitet.

Nach der Anschauung aber, welche Gegenbaur vertritt, sollen die knorpeligen Kiemenbögen, also auch Kiefer, Hyoid und Hyomandibulare nicht als ursprünglich selbständige knorpelige Centra entstanden sein, sondern als Abgliederungen vom Achsenskelett. Diese von ihm in seinen Monographien und in seinen Lehrbüchern aufgestellte Doctrin hält er auch in seinem letzten kritischen Aufsatz fest, in der »Metamerie des Kopfes etc.« pag. 109. Für ihn sind und bleiben Kiefer, Kiemenbögen, Rippen und untere Bögen homodyname Bildungen. Nun meldet zwar die Ontogenie aller Wirbelthierclassen in ausnahmsloser Übereinstimmung, dass Kiefer, Kiemenbögen und Rippen, wo immer sie auftreten, als discrete, aus eigenen Bildungscentren hervorgehende Skeletttheile entstehen. Gegenbaur aber bezieht sich auf das von Grassi behauptete Factum, dass die unteren Bögen am Schwanze der Teleostier statt der Rippen stehen und als untere Bögen vom Centrum der Chorda-Umhüllung nach der Peripherie sich entwickeln, folglich, so schließt er; sind Rippen und Kiemenbögen nur secundär ontogenetisch selbständige Bildungen geworden. »Dass dieselben Gebilde, welche am Rumpfe Rippen vorstellen, im Schwanze mit den Wirbeln einheitliche untere Bogen seien, ward nicht widerlegt. Aus jenem Verhalten im Connexe mit anderem folgerte ich die phyletische Entstehung der Rippen als Abgliederungen vom Achsenskelett. Diese Auffassung hat inzwischen auch noch ontogenetische Begründung erhalten (Grassi). Dass die Rippen als durchaus selbständige, von der Wirbelsäule unabhängige Gebilde entstanden seien, die erst später mit der Wirbelsäule Fühlung gewonnen hätten, wird wohl Niemand behaupten. Ich finde also meiner Auffassung nichts im Wege stehend. Sie kann das phyletische Entstehen der Rippen aus Apophysen der Wirbel erklären, während die andere Ansicht eine Art von »Generatio aequivoca« postulirt und damit nichts erklärt.«

Dass Rippen und untere Bögen am Schwanze dieselben Dinge seien, wie Gegenbaur behauptet, ist möglich, aber wahrlich nicht

erwiesen, auch nicht durch Grassi. Allerwegen sind Entwicklungsvorgänge, die sich am Schwanz der Teleostier ereignen, nicht als ausschlaggebend für die Deutung abweichender Vorgänge am Rumpfe anzusehen, denn der Schwanz ist ein vielfach abgeänderter Theil des Körpers. Wenn die unteren Bögen am Schwanze sich wirklich als homolog und congruent mit den Rippen herausstellen sollten, so bliebe noch immer zu erwägen, ob nicht am Schwanz Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Theile eingetreten ist, was mindestens eben solche Wahrscheinlichkeit hat wie das Umgekehrte. Wesshalb also die Rippen nicht als selbständige, von der Wirbelsäule unabhängige Gebilde entstanden sein sollten, die erst später mit derselben, wie Gegenbaur sich etwas unbestimmt ausdrückt, »Fühlung gewonnen« hätten, ist nicht abzusehen. Entstehen doch auch die sämmtlichen Flossenstrahlen und die sämmtlichen Kiemenstrahlen selbständig, und wenn Gegenbaur auch früher hat behaupten wollen, auch diese Bildungen seien »Abgliederungen«, so wird er dafür wohl keinen Gläubigen mehr finden.

Die uns hier viel mehr interessirende Frage aber ist: In welchem Verhältnisse zu einander stehen Kiemenbögen und Rippen?

Ich habe diese Frage schon einmal zu beantworten gesucht, als ich den Ursprung und die Entwicklung der Flossen erörterte (6. Studie pag. 167). Damals handelte es sich darum, die Gegenbaur'sche Archipterygiumtheorie auf ihre Haltbarkeit zu prüfen; bekanntlich erwies sie sich als hinfällig. Bei dieser Gelegenheit sprach ich mich gegen die Homodynamisirung von Rippen und Kiemenbögen aus. »Dass die Kiemen- und Kieferbogen nichts mit den Rippen und unteren Bogen zu thun haben, muss behauptet werden, so lange nicht der Beweis erbracht ist, dass sie die nur ventral erhaltenen Theile der früher auch am Kopf vorhanden gewesenen, zwischen den hier verschwundenen Urwirbeln befindlich gewesenen Knorpelspangen oder Kopfrippen seien, — ein Beweis, der nirgends versucht ist und schwerlich Aussicht hat, je erbracht zu werden.« (6. Studie pag. 168.) Ich suchte noch weiter den Gegensatz zwischen beiden Kategorien hervorzuheben, indem ich die Kiemenbögen als ventrale, die Rippen als dorsale Seitenskelettbildungen charakterisirte, die, wenn sie in ein und demselben Metamer vorkämen, über resp. unter einander, nicht neben einander gelegen sein müssten. Diese Auffassung schloss sich natürlich eng an den Gegensatz zwischen Myotom-Muskulatur und Kiemen-Seitenplattenmuskulatur an, ein Gegensatz, der sich weiterhin ausdehnte auf die motorischen Vorderhornnerven, welche

ausschließlich für die Myotome bestimmt sind, und die motorischen Seitenhornfasern, welche nur parietale oder Kiemenmuskeln innerviren. Auch im Bereiche der Angiomerie durfte dieser Gegensatz als durch die branchialen und vertebralen Arterien repräsentirt gelten.

Ich habe nun in der vorliegenden Studie Gründe dafür entwickelt, diesen Gegensatz für die Nerven und die Gefäße als möglicherweise secundär erworben anzusehen. Es fragt sich mithin, ob nicht auch ein ähnliches Compromiss für Kiemenbögen und Rippen geschlossen werden kann? Ich halte das nicht mehr für unmöglich und könnte mich mit der von GEGENBAUR ausgesprochenen Ansicht jetzt eher befreunden als früher. Indessen kann ich doch nicht ohne Weiteres zustimmen, wenn er auf pag. 109 seiner Schrift über die Metamerie des Kopfes sagt: »Indem wir oben die Wahrscheinlichkeit darlegten, dafür, dass dem Cranium eine Anzahl von Metameren zu Grunde läge, die mit jenen am Rumpfe übereinkamen, ist es nicht sehr gewagt, auch ventrale Skelettbildungen des Kopfes als ursprünglich von jenen in das Cranium übergegangenen Gebilden entstanden zu betrachten. Dass an diesen andere Verhältnisse auftreten als am Rumpfe, versteht sich aus den in Vergleichung mit dem Rumpfe geänderten Verhältnissen. Jene Bogen bleiben mit den Abkömmlingen der Seitenplatten in Verbindung, da die am Rumpfe aus den Somiten entstehenden, hier auch ventral auswachsenden Muskelplatten am Kopfe größtentheils abortiv werden, keinenfalls aber in die ventrale Region sich erstrecken. Alle anderen Differenzen, wie die Lage in der unmittelbaren Nähe der Kopfdarmwand oder das Verhalten zu den Kiemengefäßen und Anderes, was man dieser Art dagegen aufgeführt hat, ist von untergeordneter Bedeutung.«

Was die »untergeordnete Bedeutung des Verhaltens zu Kiemengefäßen und Anderes etc.« anbelangt, so bin ich sehr abweichender Meinung; die Möglichkeit aber, dass Kiefer, Kiemenbögen und Rippen dieselbe Formation darstellen, scheint mir unter der Voraussetzung, dass sie nicht mit GEGENBAUR als Abgliederungen von Wirbeln aufgefasst werden, durchaus nicht abgewiesen werden zu dürfen.

Dass dem »Cranium« eine Anzahl von Metameren zu Grunde liege, ist eine Ausdrucksweise, die ich zunächst nicht adoptiren möchte, ich setze statt dessen den Ausdruck »Vorderkopf«, der Missverständnisse ausschließt. Aus der »Wahrscheinlichkeit«, von der GEGENBAUR noch spricht, habe ich jetzt wohl nahezu eine Gewissheit machen können. Statt der zwei vor der Ohrblase angenommenen Metameren, denen

also nach Gegenbaur auch nur zwei, untere Bögen repräsentirende Skeletttheile, nämlich der Hyoid- und der Kieferbogen, entsprechen konnten, glaube ich eine sehr viel beträchtlichere Zahl nachgewiesen zu haben, die noch im Selachierembryo ziemlich deutlich recapitulirt werden, ehe sie zu den nur scheinbar zwei, oder wenn man die sog. prämandibulare Kopfhöhle einrechnet, drei Vorderkopfmetameren Van Wijhe's verschmelzen.

Wenn also die Kiemen- und Kieferbögen als Äquivalent der Rippen angesehen werden dürften, so müssten ebenso viel Kiemenbögen vorhanden sein, als Urwirbel im Vorderkopfe ursprünglich vorhanden gewesen sind, da ja die Rippen zwischen je zwei Myotomen sich am Rumpfe vorfinden. Statt zweier Paar knorpeliger Bögen im Vorderkopfe müssten also etwa zehn bis zwölf vorliegen. Niemand hat das unumwundener ausgesprochen, als Gegenbaur in den nachfolgenden Worten (Metamerie des Kopfes pag. 108):

»Hat man sich die Vorstellung einer primitiven Übereinstimmung des zum Kopfe bestimmten Körperabschnittes und des Rumpfes gemacht, und damit für den gesammten Körper eine einheitliche Auffassung gewonnen, so ist es nicht schwer, von diesem Standpunkte aus auch die Skelettgebilde zu beurtheilen.

»Es fragt sich nun, ob Gründe bestehen, welche das Auftreten der ersten Skelettgebilde in diesem weit zurückliegenden Stadium wahrscheinlich machen. Ist dieses der Fall, so werden die Skeletttheile gleichfalls von jenem Gesichtspunkte der Homodynamie zu betrachten sein. Die Ontogenie vermag auch in jener Richtung nichts zu begründen [?]. Wir haben in dieser Abhandlung vielfach auf die Schranken hingewiesen, die jene unserer Erkenntnis setzt. Schon dadurch, dass sie alle Visceralbogen in dem ihnen später zukommenden Zustande auftreten lässt, in der gleichen Zahl und in derselben Form [?], beweist sich, wie wenig man von der Ontogenese erwarten darf [!]. Desshalb kommt auch deren Zeugnis, wo sie als negative Instanz auftritt, nur geringe Geltung zu [!!]. Wir müssen uns desshalb nach einer anderen Seite umsehen, und wenden uns zur Vergleichung.«

Es ist hart, von einer so anerkannten Autorität der morphologischen Wissenschaft die arme Ontogenie in dieser Weise discreditirt zu hören. Man darf natürlich nicht zweifeln, dass Gegenbaur, ehe er ein so vernichtendes Urtheil aussprach, sich durch eigene ontogenetische Forschungen vergewissert hatte, dass dieser sonst so gepriesene Factor der morphologischen Erkenntnis bei solchen Fragen

gänzlich im Stich ließ. Die Resultate dieser Forschungen sind offenbar implicite in dem Aufsatz über die Metamerie des Kopfes enthalten; von specielleren Publicationen habe ich wenigstens keine Kenntnis erlangt. Und das ist um so mehr zu bedauern, da ich gerade geglaubt hatte, einige Angaben gemacht zu haben, welche den Zustand der Visceralbögen im Embryo der Selachier der Zahl und Form nach in einem von dem später ihnen zukommenden verschiedenen Zustande erkennen lassen. In der That hatte die von GEGENBAUR in den Augen aller derjenigen Forscher, die sie nicht gelesen haben oder überhaupt diesen Fragen ferner stehen, so herabgesetzte 7. Studie recht eigentlich den Zweck, hervorzuheben, dass in Anlage und erster embryonalen Entwicklung Hyoid, Hyomandibulare, Spritzlochknorpel, Ober- und Unterkiefer nicht mit den, ich will nicht sagen Zuständen, sondern den auf sie gerichteten Deutungen übereinstimmten, die gerade GEGENBAUR in seinem großen Werke »Das Kopfskelett der Selachier« auf Grund der »Vergleichung« daraus abzuleiten sich für berechtigt gehalten hatte. Wer in der 7. Studie unbefangen die Abschnitte liest »Differenzirung der knorpeligen Theile des Hyoidbogens bei den Haien«, »Differenzirung der knorpeligen Theile der Kiefer bei den Haien«, »Differenzirung der knorpeligen Theile des Hyoidbogens bei den Rochen«, »Entstehung des Spritzlochknorpels« (l. c. pag. 13—39), wird mit Erstaunen erfahren, »dass die Ontogenie alle Visceralbogen in dem ihnen später zukommenden Zustande auftreten lässt«. Ob GEGENBAUR erwartet hat, bei den Selachierembryonen außer den genannten Knorpeln noch so und so viele andere discret angelegt und dann allmählich zu Grunde gehen zu sehen? Fast möchte man es glauben, wenn man sich erinnert, dass er einmal an anderer Stelle sagte: »dass die Gliedmaßen den Cyclostomen fehlen, ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann« etc. Ich machte damals zu dieser Stelle eine Anmerkung, die aber leider von GEGENBAUR nicht beachtet zu sein scheint, darum erlaube ich mir, sie hier noch einmal zu bringen: »Mir erscheint es als ein unbegründetes Vorurtheil, dass alle Rückbildungen von Organen »Spuren« hinterlassen müssten. Auf welche physischen Nothwendigkeiten sollte sich ein solches Gesetz gründen? Warum soll nicht ein Organ bis auf die letzte Spur nicht nur in erwachsenen, sondern auch in den sich entwickelnden Individuen verschwinden können? Nur um den Phylogenetiker vor Irrthümern zu schützen? Es wäre hübsch, wenn die Natur solche Rücksichten ge-

nommen hätte: manche schlimme phylogenetische Theorie wäre dann wohl nicht gedruckt worden. In der That hinterlässt die Natur aber Spuren aller Organe, die sie einmal geschaffen hatte — aber diese Spuren sind nicht immer mittels Scalpells oder Linsensystems nachzuweisen — ihre Wahrnehmung gelingt meist nur durch einen gut gehandhabten Apparat von Deductionen.«

Auf solche Deductionen gestützt, deutete ich in der 7. Studie die Entwicklung des Hyoid und Hyomandibulare dahin, dass sie wenigstens zwei Kiemenbögen entsprechen müssten: aus ähnlichen Erwägungen glaubte ich, die herkömmliche Auffassung bekämpfen zu sollen, nach welcher Ober- und Unterkiefer als Stücke eines Kiemenbogens gelten müssten, und fand Stützen meiner abweichenden Deutung in der ersten embryonalen Anlage sowohl der Knorpel selber als auch der zu ihnen gehörenden Muskulatur. Und aus der gegenseitigen Lagerung des Spritzlochknorpels und der Blutgefäße der Pseudobranchie bei Selachierembryonen deducirte ich, dass der Spritzlochknorpel viel mehr Anlass böte, ihn als einen Rest eines ganzen Kiemenbogens, denn als verschmolzene Kiemenstrahlen der Pseudobranchie zu deuten. Ja auf pag. 31 der 7. Studie beschrieb ich in einer Anmerkung, auf deren Wichtigkeit ich auch hier von Neuem bestehen muss, dass neben und vor dem Hyomandibulare, von letzterem nur getrennt durch die Arterie der Pseudobranchie, bei allen Teleostierembryonen ein langer Knorpelstab sich fände, an dessen distalem Ende sich der Unterkiefer einlenke, und dass dieser Knorpelstab dem Spritzlochknorpel der Selachier homolog sei. Dass dieser Knorpelstab aber nicht als verschmolzene Kiemenstrahlen der Pseudobranchie angesehen werden könne, gehe aus dem Factum hervor, dass die Pseudobranchie ihre Kiemenstrahlen in vollster Deutlichkeit besitze!

Von all diesen Angaben hat indess Gegenbaur nicht Notiz genommen: er erklärt sie einfach als »von untergeordneter Bedeutung«. Was aber Van Beneden & Julin gegen meine Deutung des zur Pseudobranchialrinne umgewandelten vordersten Kiemensackes der Petromyzonten einwenden, ist ihm »eine sehr ausführliche Widerlegung« (l. c. pag. 26). Dass von dieser sehr ausführlichen Widerlegung Julin's indess nichts übrig geblieben ist, werden alle competenten Leser meiner 13. Studie wohl wissen.

Auch mit den als untere Bögen gedeuteten Kiemenbögen befindet sich nun die Gegenbaur'sche Doctrin wiederum in einem Dilemma. Kamen dem Vorderkopf, der aus 10 oder mehr Ursegmenten be-

stand, von Hause aus auch die dazu gehörigen und jetzt im »Cranium« mehr oder weniger verschmolzenen skelettalen Wirbelelemente zu, so muss gefragt werden, wo die »Abgliederungen«, die Apophysen dieser ursprünglich doch discret zu denkenden Wirbel geblieben sind? Gegenbaur darf nicht sagen, sie seien verschwunden, ohne eine Spur zu hinterlassen, denn gerade er behauptete ja, dass die Cyclostomen keine Extremitäten gehabt haben können, weil keine Spur von ihnen übrig geblieben sei; und was für Extremitäten gelten soll, muss auch für Kiemenbögen gelten. Sind also diese zehn oder mehr Apophysen nicht verschwunden, so können sie nur umgebildet, d. h. in anderen Skelettstücken des Craniums enthalten sein. Als solche hat meine Hypothese eben zunächst das Hyomandibulare, den Spritzlochknorpel (den ich damals schon das Spiraculare zu nennen vorschlug) und den Oberkiefer in Anspruch genommen. Weiterhin blieben aber noch die Trabeculae cranii und vielleicht einige andere Knorpel des Auges resp. der Nase zu untersuchen, ob in ihnen, wie ich das schon in der 10. Studie gleichfalls andeutete, Umbildungen von Kiemenbögen zu finden seien.

Sollen aber für die Ursegmente des Vorderkopfes keine ursprünglich vorhanden gewesenen Wirbel angenommen werden, tritt also die andere Seite des Dilemmas ein, so wäre nicht daran zu denken, die Kiemenbögen als Apophysen zu deuten, sondern es bliebe nur die von Gegenbaur abgewiesene, weil »nichts erklärende« Entstehung derselben durch eine Art von »Generatio aequivoca« übrig, d. h. die Kiemenbögen hätten sich ohne Abgliederung von präexistirenden Wirbeln an Ort und Stelle aus dem Mesoderm differenzirt.

Diejenige Hypothese, welche mir als die befriedigendste erscheint, hält an dieser Entstehung an Ort und Stelle fest, da ich die ganze Apophysentheorie für unbegründet ansehe, nimmt zugleich aber an, dass die bestehenden Knorpel des Mandibular- und Hyoidbogens Multipla repräsentiren, und dass noch weitere Knorpelspangen, die als Kiemenbögen fungirt haben, in die Composition des Schädels aufgegangen sind. Wo dieselben zu finden, muss freilich weiterer analytischer Arbeit vorbehalten bleiben. Dabei sind natürlich in erster Linie die Lippenknorpel zu berücksichtigen, die ja schon früher Gegenbaur selbst als Kiemenbögen zu deuten versucht hat, und die noch besonders interessant sind durch Complicationen mit anderen Gebilden, welche sich bei Teleostiern und Ganoiden im Zusammenhang mit ihnen finden.

6. Die Branchiomerie.

Durch den auf pag. 370 ff. geschehenen Abdruck der vor einigen Jahren niedergeschriebenen Carotidenstudie ist bereits eine wichtige Erörterung dort vorausgenommen, die eigentlich erst in diesen Abschnitt gehört: die Frage nach dem Parallelismus der Branchiomerie und Myomerie (cf. pag. 386 ff.).

Als ich jene Bemerkungen niederschrieb, galt die Van Wijhe'sche Doctrin von den neun Kopfmetameren fast unumschränkt. Ahlborn, der den entschiedensten Angriff gegen die Identität der Körper- und Darmmetamerie gemacht hatte, erklärte sich sogar durchaus befriedigt durch die Feststellung der neun Kopfmetameren, beharrte aber um so mehr auf der Incongruenz der Metamerisation. Gegenbaur hatte zwar wiederholt und seit langer Zeit auf den Ausfall verschiedener Branchiomeren aufmerksam gemacht, aber diesen Ausfall suchte er immer nur an der hinteren Grenze des gegenwärtigen Branchialapparates, nach Analogie der factischen Verringerung der Kiemen sämmtlicher Selachier gegenüber den Notidaniden und im Hinblick auf die zahlreichen Kiemenspalten des *Amphioxus*. Auch in seinem vor drei Jahren geschriebenen Aufsatz über die Metamerie des Kopfes betont Gegenbaur von Neuem und mit Nachdruck, dass ihm die vorderen Mesomeren und Branchiomeren sich zu decken scheinen, während die hinteren es nicht thun. Ich will die ausführliche Argumentation Gegenbaur's hier nicht näher besprechen: nur hervorheben will ich, dass er überall darauf ausgeht, in dem Vorderkopf das Primitivere, im Hinterkopf die reducirten Zustände zu erblicken.

Dieser Auffassung ganz entgegengesetzt ist die von mir seit vielen Jahren verfochtene, die ich durch Hinweis auf die Bildung der Muskulatur, der Knorpel und der Gefäße wahrscheinlich zu machen suchte. Den klarsten Ausdruck dieser Auffassung gab ich in der jetzt erst zur Veröffentlichung gebrachten Carotidenstudie. Ich halte es für angezeigt, hier nochmals den Grund anzugeben, der mich so lange gehindert hat, diese Studie abzudrucken.

Ich war zu der in der 10. Studie ausgesprochenen Überzeugung gekommen, in den gesammten vorderen Kopfhöhlen nur ventrale Elemente erblicken zu müssen. Dazu ward ich bewogen durch die Verschiedenartigkeit ihrer Muskelbildung gegenüber den regelrechten Myotomen und durch die mir sich zwingend gestaltende Auffassung vom Werthe der Augengefäße und einiger anderer, oben citirter

Kopfarterien. Da, im Jahre 1886, wie ich die Carotidenstudie definitiv fertig machen wollte, fiel mir erst ein, die Lagerung des mittleren Verbindungsstückes der vordersten Kopfhöhlen gegenüber den Carotiden festzustellen (vgl. 12. Studie, 7. Bd. pag. 328 ff.). Dem Postulat meiner damaligen Auffassung zufolge musste dies Verbindungsstück ventral von den Carotiden liegen — es lag aber dorsal!

Entweder war also meine Hypothese unrichtig, oder es war irgendwo ein bedenklicher Fehler in ihr, der ein günstiges Endresultat verhinderte. Damals hatte ich der Bearbeitung der Streitfragen zwischen Van Beneden & Julin und mir über die Beziehung der Ascidien und *Ammocoetes* viel Zeit zu widmen, hatte aber danach überhaupt eine lange Unterbrechung meiner Arbeiten durch private Verhältnisse zu erleiden: die Ermittelung, ob meine gesammte Auffassung verfehlt, oder nur ein wichtiger Fehler gemacht war, konnte nicht eher vorgenommen werden, als im vergangenen Jahre, im Anschluss an die Untersuchungen über die Bildung der Nervenwurzeln.

Gegenwärtig nun steht es mir fest, dass ein Fehler, sowohl in der Beobachtung wie in der partiellen Hypothese über die prämandibulare Kopfhöhle gemacht war, dass aber die grundlegende Anschauung nichts weniger als erschüttert ist. Und der Fehler hatte darin gelegen, dass ich nicht inne ward, auch die vorderste Kopfhöhle habe gleichzeitig, genau wie die anderen, dorsale und ventrale Elemente in sich. Das Stück, welches die Verbindung zwischen beiden Kopfhöhlen vor der Chorda und über den Carotiden darstellt, ist nicht nur ein dorsales Stück, sondern — wie ich an anderer Stelle genauer nachweisen werde — es bildet jederseits ein ins Innere geschobenes ganzes Myotom (Taf. 14 Fig. 5—7 *x*), so dass die kleine Höhle, die es einschließt, den Werth zweier verschmolzener Urwirbelhöhlen hat. Es durfte somit nicht Wunder nehmen, dass die Carotiden ventralwärts davon gelagert sind.

In der Carotidenstudie habe ich aus den bei allen phylogenetischen Untersuchungen schwer vernachlässigten[1] Gefäßverhältnissen Beweise herbeizubringen gesucht, dass am Vorderkopf eine ganze Reihe von Bildungen besteht, welche auf eine größere Zahl früher vorhanden gewesener Kiemenspalten schließen lassen. Ich habe zu-

[1] Eine wichtige Ausnahme bildet Paul Mayer's Arbeit »über d. Entw. des Herzens u. d. Gefäßstämme bei den Selachiern«. Mittheil. 7. Bd. 1887 pag. 338—370.

gleich aus den Vertebralarterien des Vorderkopfes auf eine größere Zahl von Myomeren geschlossen, als bisher angenommen ward.

Der nun vorliegende Fund eines Embryo mit 10—12 Myotomen vor der Ohrblase beweist, dass meine damaligen Anschauungen principiell zu Recht bestanden, und dass mein Bestreben, in dem Hyoidbogen, im Mandibularbogen und in dem Bereich der vordersten, vom Oculomotorius versorgten Kopfhöhle weitere Kiemenspalten anzunehmen resp. ihre Spuren aufzufinden, berechtigt war.

Es treten nun die Fragen auf: wo lagen diese Kiemenspalten? was ist aus ihnen geworden? Zunächst glaube ich als wahrscheinlich aussprechen zu dürfen, dass die Hyoidspalte, besonders aber das Spritzloch Multipla von Kiemensäcken und Kiemenspalten darstellen, und dass die Unregelmäßigkeiten, die sie gegenüber den hinteren Kiemen aufweisen, mit den Vorgängen in Zusammenhang stehen, welche aus ihnen diese Multipla geschaffen haben. Nerven-, Muskel- und Gefäßverhältnisse des Hyoid- und Mandibularbogens werden sofort begreiflicher, sobald eine solche Deutung nicht nur zulässig, sondern berechtigt erscheint. Sind zwischen dem Facialis und dem Glossopharyngeus eine oder mehrere Kiemenspalten ausgefallen, so können die entodermalen Theile derselben in die Wandungen der jetzigen Hyoidspalte aufgenommen sein, ohne dass eine Spur der bezüglichen ectodermalen Durchbrüche erhalten blieb. Die zugehörigen Muskeln habe ich schon in der 7. Studie vermuthet, ebenso die Gefäße, sogar die Knorpel. Der Verlauf der Carotis posterior, die Arteria temporalis der Rochen und andere bisher unberücksichtigt gebliebene Gefäßverhältnisse lassen sich auf Grund solcher Annahme leichter verstehen.

Auch die große Ausdehnung der Ohrblase, als des zu diesem Kiemencomplex gehörenden Seitenorgans, wird deutlicher, und die Hypothese Beard's, das Gehörorgan nur als ein stark vergrößertes Seiten- oder Kiemensinnesorgan in Anspruch zu nehmen, ließe sich vertheidigen. Dass sie aber keinen ausschlaggebenden Vorzug vor der von Froriep und mir aufgestellten, die Ohrblase als Kiemenspalte in Anspruch nehmenden hat, möchte ich gleich hier noch einmal aussprechen und dabei hervorheben, dass ich nach erneuten Beobachtungen eher zuzugeben geneigt bin, dass die Kopfganglien einen Zuwachs aus Ectodermzellen erhalten, dass aber diese Zellen (welchen ich zum Unterschied von dem aus der Ganglienleiste hervorgehenden Hauptganglion den Namen Nebenganglion beilegen möchte) keinen Antheil an der Versorgung der Schleimcanäle und Seitenlinie zu

nehmen scheinen. Sollten sich bei weiterer Forschung diese Dinge sicher stellen lassen, wäre also in Wirklichkeit der ectodermale Theil jeder Kiemenspalte der Ursprungsort von Nebenganglien, so ließe sich auch vielleicht umgekehrt schließen, dass, wo die Hauptganglien Zuwachs durch Nebenganglien erfahren, ehemals Kiemenspalten bestanden haben: da aber die Ohrblase an die beiden Acusticusganglien sehr beträchtliche Nebenganglien liefert, da auch andere Ganglien der Facialis- und Trigeminusplatte derlei Nebenganglien zu bilden scheinen, so erwüchse daraus ein weiterer Beweis für die früher in größerer Zahl bestanden habenden Kiemenspalten des Vorderkopfes. Der Olfactorius aber gewönne den Charakter eines nur aus Nebenganglion-Elementen bestehenden Nerven. Es ist klar, wie weitreichend dieser Gedankengang werden, wie aber erst die Einzeluntersuchung den Werth all dieser Dinge feststellen und begründen kann.

Eine genauere Analyse der Entwicklung des Spritzloches wird ferner erkennen lassen, ob in ihm noch nachweisbare Spuren der Composition aus mehreren Kiemensäcken enthalten sind. Ich will aus meinen Notizen gleich hier eine Mittheilung einschalten, die vielleicht die Wege weist. Bei *Torpedo-* und anderen Rochenembryonen habe ich an der Abgangsstelle der Carotis externa, wo die Carotis posterior dicht über der dorsalen Darmwand gelegen ist, ein Darmdivertikel beobachtet, welches parallel mit dem Laufe der Car. posterior gegen die sagittale Mittelebene des Körpers hinzieht. Seine Höhe gleicht etwa dem dreifachen Durchmesser des Lumens der hinter und über ihm verlaufenden Car. posterior; seine Epithelwandungen liegen distalwärts so dicht an einander, dass von einem Lumen nichts zu erkennen ist. Dies Divertikel ist gerade an der Stelle gelegen, wo die Darmwand nach dem Munde zu umbiegt, also an eigentlich der Kopfbeuge entsprechender Stelle des Entoderms. Proximalwärts wird es langsam etwas niedriger und erlangt ein gegen den Hohlraum des Darmes spitzwinkliges Lumen. Setzt man in der Vorstellung die Schnitte zusammen, so gewinnt man das Bild einer beträchtlich breiten, nach oben und vorn gerichteten Entodermtasche, die vor dem Laufe der gegen die Hypophysis zu strebenden Car. posterior gelegen ist. Diese Tasche ist jederseits auf das deutlichste ausgebildet und tritt in die Erscheinung bei Embryonen von 17—18 mm Länge, während jüngere Stadien an der entsprechenden Stelle nur eine stumpfe, offene Einsenkung der Darmwand erkennen lassen.

Auf andere, z. B. schon bekanntere Bildungen verweist Van

Bemmelen in seinem Aufsatz über »vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern« (Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. 1885 pag. 173 ff.).

Ganz besonders möchte ich aber einer Arbeit Kastschenko's gedenken »Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens« (Arch. Anat. u. Phys. 1887, Anat. Abth. pag. 258 ff.), in welcher sehr wichtige Angaben niedergelegt sind, welche auf die hier behandelte Frage Bezug haben dürften. Auch desselben Forschers spätere Arbeit »Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo« (Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 445 ff.) enthält vielfach Angaben, die mit meinen Darlegungen harmoniren. Es werden aber noch viele, direct auf die hier besprochenen Probleme gerichteten Untersuchungen anzustellen sein, um aus dem Hypothetischen zum Thatsächlichen zu gelangen.

Indessen außer Hyoidspalte und Spritzloch bleiben noch weitere Organe übrig, deren Natur ihre Besprechung an dieser Stelle erfordert: die Thyreoidea, die Mundöffnung, die Hypophysis und die Nase. Ich bin indessen nicht geneigt, noch einmal all die Gründe hervorzuheben, die mich seit vielen Jahren dazu veranlassen, diese Organe in gewissen, z. Th. sehr bestimmten Beziehungen zum Kiemensystem zu betrachten.

Der Verzicht an dieser Stelle geschieht aber nicht, weil ich etwa der Meinung bin, diese Deutung sei durch den Nachweis der zahlreichen Myotome des Vorderkopfes nun selbstverständlich geworden. Eine solche Selbstverständlichkeit existirt auch jetzt noch ebenso wenig und ebenso viel, wie bisher. Auch ein aus 10—12 Myotomen resp. Ursegmenten sich aufbauender Vorderkopf erlaubt durchaus eine von der meinigen sehr abweichende Deutung in phylogenetischer Beziehung, und die Vertheidiger der directen *Amphioxus*-Abstammung brauchen ihm gegenüber nichts weniger als verzagt zu erscheinen. Fatal resp. letal ist dieser Nachweis nur für die verschiedenen Aufstellungen der vergl. Anatomie und Ontogenie, so weit sie sich hartnäckig sträubten, entweder überhaupt eine Metamerisation des Vorderkopfes anzunehmen, oder aber einen mehr oder weniger beträchtlichen Abschnitt davon als prächordalen, präverte-bralen, cerebralen (im Gegensatz zu spinalen) Theil von der Metamerisation ausschließen wollten. Diesen Auffassungen entzieht der jetzt bekannt gewordene thatsächliche Befund die Basis.

Dahingegen werden die Stimmen gewiss lauter werden, welche den nun aufgedeckten Zustand der Selachiermetamerisation unmittelbar auf *Amphioxus*-artige Vorfahren zurückzuführen suchen werden.

Bis zu einem gewissen Grade kann man das auch dreist geschehen lassen. Gewiss giebt es kein anderes Wirbelthier, das so sehr dem embryonalen Metamerisationsbefund der Selachier entspricht, wie *Amphioxus*. und da *Amphioxus* so klar und einfach direct aus einer Gastrula hergeleitet werden kann — die Ontogenese scheint so lückenlos für diesen Beweis verwerthbar zu sein — so wird ja wohl für alle Zeit die Annelidenhypothese begraben sein und Frieden auf Erden der Morphologie herrschen. So wird man urtheilen.

Ich fürchte, wir sind noch nicht so weit. Ich habe immer Bedenken gegen das Exemplificiren mit *Amphioxus* gehabt, und es gereichte mir zur Befriedigung, zu sehen, dass mein Apage Amphioxe! von Seiten Froriep's eine moralische Unterstützung fand, wenn auch vielleicht auf Grund anderer Auffassungen.

Ich meinerseits halte auch heute noch an der Annelidenhypothese fest, als an derjenigen, welche sowohl die Cranioten als auch die Acranier und Tunicaten, vielleicht auch den *Balanoglossus* am sichersten zu einer phylogenetischen Einheit verbinden dürfte. Welche Irrfahrten diese Hypothese noch durchzumachen haben wird, das will ich mich nicht vermessen, hier anzudeuten. Dass sie solche machen wird, halte ich für unvermeidlich, aber auch für kein besonderes Unglück. Wenn bei der gewiss immer lebhafter werdenden Discussion das »Stat pro ratione auctoritas« mehr vermieden wird als bisher, so ist ja auch der heftigste Antagonismus der Auffassungen nur ein Vortheil für den schließlichen Ausgang, denn er treibt zu immer erneuten Anläufen, das Gebiet des Thatsächlichen zu erweitern und das des Kritischen zu vertiefen. Wenn es nahezu zwanzigjährigen Studiums bedurfte, um endlich ein Stadium der Selachierontogenese zu erwischen, welches unzweideutige Sprache über die Metamerie des Vorderkopfes redet — und wie viele Tausende Selachierembryonen hat die Zoolog. Station in alle Weltgegenden gesandt — so wird vielleicht die Hoffnung nicht trügen, dass noch weitere Aufschlüsse an demselben Material gewonnen werden können, und dass es schließlich auch noch gelingen wird, Embryonen der Notidaniden zur Untersuchung zu bringen.

Ich habe diese Worte hier ausgesprochen, um daran anknüpfend die Gründe darzulegen, wesshalb ich an dieser Stelle die Erörterung über den morphologischen Werth der Thyreoidea, der Mundöffnung, der Hypophysis und der Nasengruben unterlasse. Die Gründe liegen in dem Umstande, dass ich zu viel, nicht zu wenig Neues darüber beizubringen habe, und dieses Neue in ausführlicher, von Abbildun-

gen begleiteter Darstellung in eigenen Studien niederlegen will. Meine Untersuchungen über den vordersten Theil der Ganglienleiste, über die zahllosen Lacunen in der Gegend der Kopfbeuge, aus denen die Gefäße des Vorderkopfes werden, über die Beschaffenheit des Entoderms, Mesoderms und Ectoderms dieser Region und ihre gegenseitigen Beziehungen haben mich vergewissert, dass vielleicht keine Stelle und keine Periode des Selachierembryo unvollständiger untersucht und ausgebeutet ist, als der Vorderkopf vor der Zeit des Durchbruches der ersten Kiemenspalten. Aber zugleich weiß ich auch, von welcher Complicirtheit gerade dieses Gebiet ist, und welcher Umsicht, welcher Erfahrung es bedarf, um die phylogenetischen Schätze zu heben, die hier noch verborgen liegen. Man wird der vorliegenden Studie nicht wohl den Vorwurf machen, dass sie des Neuen, sei es thatsächlich, sei es an Gesichtspunkten, zu wenig gebracht habe, vielleicht eher das Gegentheil. Um so weniger möchte ich aber das Gebiet, welches geradezu das Punctum saliens des ganzen großen Abstammungsproblems der Wirbelthiere bildet, anders als mit Aufbietung aller Kräfte von Neuem behandeln und mit allem Detail in Beschreibung und Abbildung darstellen, und dazu gehört noch viel Zeit und Arbeit.

Erklärung der Abbildungen.

Ch. Chorda.
D.H. Darmhöhle.
e—x. Myotome von hinten nach vorn gezählt.
Gef. erste Lacune der Kopfgefäße.
Hy.Ent. Hyoidsack des Entoderms.
Myo. Myotome.
Sw.Mes. Seitenplatten des Mesoderms.
Spr.Ent. Spritzlochsack des Entoderms.
Urw.H. Urwirbelhöhlen.
Ventr.K.H. ventrales Lumen der vorderen Kopfhöhle.
V.D. Vorderdarm.
V.H. Vorderhirn.

Tafel 14.

Fig. 1—7. Sagittalschnitte durch einen Embryo von *Torpedo marmorata*.

Die Schnitte sind nicht parallel der Sagittalebene gefallen, sondern bilden mit derselben einen Winkel von ungefähr 35°. Auch stehen sie nicht senkrecht auf der Querebene, sondern in einem Winkel von ungefähr 20°. Von der Ganglienleiste ist noch keine Spur vorhanden, ebenso fehlt noch die Verdickung der Ohrblase. Das Medullarrohr

ist auf der hinteren Körperhälfte noch offen. Nur das Medullarrohr, das Darmrohr, Urwirbel, Seitenplatten und Chorda sind angelegt.

Fig. 1 zeigt einen Schnitt, der bei *q*, *r*, *s* drei Urwirbel durchschnitten hat, welche über dem Spritzlochsack gelegen sind. Ihre Gliederung ist nur oberflächlich. Zwischen Fig. 1 und Fig. 2 ist ein Schnitt nicht abgebildet, auf welchem der Urwirbel *o* in größerer Deutlichkeit zu sehen ist; seine vordere Grenze liegt vor dem Scheitelpunkt des Hyoidsackes. Bei

Fig. 2 ist seine vordere Wandung bereits mit dem davorliegenden Urwirbelmaterial sehr eng verbunden. Die Kuppe des Spritzlochsackes ist auf diesem Schnitt getroffen (*Spr.Ent.*). Die Myotome *q*, *r*, *s* sind nicht mehr so deutlich zu unterscheiden wie bei Fig. 1.

Fig. 3 zeigt die dorsalen Partien der vordersten Urwirbel, deren Gliederung auf

Fig. 4 deutlicher wird. Zugleich sieht man die Chorda auf der ganzen Strecke zwischen Urwirbel *k*—*u*.

Fig. 5. Die vorderen Urwirbel sind durch die beginnende Kopfbeuge bereits zusammengeschoben und zum Theil (*v*, *w*) schon auf die ventrale Seite umgebogen. Bei *x* erkennt man den nach innen gedrängten Urwirbel, welcher später mit dem gleichnamigen der anderen Seite verschmilzt, wodurch die bekannte mediane Verbindung der prämandibularen Kopfhöhle unterhalb der Hypophysis zu Stande kommt.

Fig. 6. Die vordersten Urwirbel sitzen ventralwärts den Seitenplatten auf, welche in

Fig. 7. bereits ihr ungetheiltes Lumen erkennen lassen.

Fig. 8. Ist von Fig. 5 copirt, die Linien Fig. 18, 11, 10, 9 deuten die Ebenen an, durch welche die mit gleichen Nummern versehenen Schnitte auf Tafel 15 gelegt sind.

Tafel 15.

Dieser Embryo befindet sich im selben Stadium, wie der auf Taf. 14 abgebildete. Ich habe diese Schnitte nur zur Erläuterung dargestellt, um die Ausdehnung des Spritzlochsackes (Fig. 18), die Abwesenheit der Ganglienleiste und die Kopfbeuge (Fig. 9—15) zu zeigen. Auf Fig. 15 ist der Schnitt bei *V.H.* durch die letzte Kuppe des Vorderhirns und daneben bei *V.D.* durch die obere Kuppe des Darmes gegangen, dessen Lumen auf Fig. 16 anfängt. Auf Fig. 17 und 18 sieht man die Verschmelzung des Darmes mit dem Ectoderm in der ventralen Mittellinie.

Berichtigung. Auf pag. 388 Zeile 9 von unten statt 15 lies 12.

Metodi usati nella Stazione Zoologica per la conservazione degli animali marini

da

Salvatore Lo Bianco.

Vórbemerkung.

Die Veröffentlichung der Conservirungsmethoden, die seit Jahren in der Zoologischen Station gehandhabt werden, wird vielen Forschern sehr erwünscht sein. Bei dem zunehmenden Drange, auch die Ozeane in den Bereich der biologischen Untersuchungen zu ziehen, macht sich das Bedürfnis immer fühlbarer, die vielen neuen Formen in gut conservirter Verfassung nach Hause zu bringen; durch die weite Verbreitung aber, welche die Thierwelt des Golfes von Neapel in conservirter Gestalt gefunden hat, trat der Gegensatz der von uns angewandten Methoden gegenüber den bisher gebräuchlichen zu vielen Forschern vor die Augen, als dass nicht der Wunsch sich überall hätte regen sollen, die Methoden zum Gemeingut Aller gebracht zu sehen.

Man wird es dem Schreiber dieser Zeilen gewiss aufs Wort glauben, dass er den Vortheil der Wissenschaft ebenso gut begriff, wie Andere: ist es ihm doch vergönnt gewesen, der Biologie in ganz anderen Dimensionen förderlich zu werden, als durch neue Conservirungsmethoden. Wenn er sich trotzdem gegenüber den zahlreich an ihn ergehenden Bitten und Aufforderungen, die Methoden zu publiciren, ablehnend verhielt, so hatte er dazu triftige Gründe, und hätte wohl erwarten können, dass man ihm, auch ohne diese Gründe zu kennen, das Zutrauen schenkte, nicht nach Launen sondern nach vorbestimmten Gesichtspunkten zu handeln. Den Zeitpunkt der Veröffentlichung hatte er seit Jahren an den Eintritt eines anderen Er-

eignisses geknüpft: dasselbe ließ auf sich warten und so verschob sich auch die Publication der Methoden.

Im Januar 1889 erhielt ich endlich die Zusicherung, deren ich bedurfte, und sofort gab ich Herrn Lo Bianco den Auftrag, die Methoden in der Form schriftlich niederzulegen, in der sie jetzt erscheinen.

Mögen sie nun all die Vortheile bringen, die man sich davon verspricht.

Neapel, 11. April 1890.

Anton Dohrn.

Prefazione.

Occupato da varii anni nella conservazione degli animali marini in questo istituto, ho cercato continuamente di migliorare la tecnica in modo da ottenere le forme per quanto più possibile nelle loro dimensioni e nell' aspetto che hanno allo stato vivente, sicchè possano conservarsi in alcool per un tempo relativamente lungo.

A ciò sono stato spinto dal vedere in quale miserevole stato e quanto diverso dal vero sono generalmente gli animali marini delle collezioni ad uso di studio, e di quelle che si tengono nei musei.

I primi felici risultati ottenuti, la gran quantità di materiale e le facilitazioni che mi sono state offerte continuamente dall' istituto stesso, mi hanno invogliato a perfezionare ed estendere sempre più i metodi che l'esperienza mi ha dimostrato opportuni.

Come è stato detto qui innanzi dal Professor Dohrn, per molto tempo ho dovuto avere una certa riserva nel comunicare i risultati a cui man mano arrivavo. Ciò non pertanto già da alcuni anni li comunico a varii ufficiali di marina, acciocchè possano giovarsene per fare nei loro viaggi collezioni zoologiche in condizioni utili per lo studio.

Già in alcune pubblicazioni si è parlato dei metodi usati nella Stazione Zoologica; ciò è stato fatto senza nessuna autorizzazione e a nostra insaputa, onde io non riconosco alcuna responsabilità delle cose ivi stampate.

I metodi che ora pubblico sono destinati principalmente a con-

servare l'aspetto generale degli animali che devono figurare nei musei o servire a dimostrazioni nei corsi; essi perciò non sono fatti per gli studii istologici, ma in molti casi la conservazione degli elementi si trova accoppiata a quella della forma del corpo.

Quantunque io abbia sperimentato soltanto sopra animali del nostro golfo, è chiaro che gli stessi metodi si possono applicare con risultati egualmente buoni alle forme affini di altri mari, e di ciò del resto se ne è avuto una pruova nelle varie collezioni fatte dagli ufficiali di marina.

Spero dunque che queste notizie sieno per riuscire utili a coloro che si occupano della conservazione, ma non ho in nessun modo la pretesa di aver raggiunto la perfezione e di aver esaurito un così vasto argomento: questo solo posso dire, ed è, che i metodi qui esposti sono quelli che in una lunga pratica mi hanno dato i migliori risultati e in molti casi hanno dei vantaggi indiscutibili sugli altri fin' ora usati.

Napoli. Marzo 1890.

A. Utensili e reattivi.

Vetri.

Gli animali preparati, cioè che hanno subito un trattamento preventivo con qualsiasi reattivo, vengono conservati definitivamente in alcool dentro vasi di vetro chiusi con tappi smerigliati o di sughero; la forma più conveniente e senza dubbio la più elegante è quella dei vasi cilindrici con piccola base e tappo smerigliato, piano superiormente. Essi servono, nelle volute dimensioni, meglio di ogni altro recipiente per conservare animali di qualunque forma con grande risparmio di liquido.

Siccome però i cilindri costano piuttosto caro, per gli usi comuni e per le manipolazioni si possono anche usare gli ordinarii boccali a collo basso e poco ristretto.

I piccoli boccali piuttosto bassi a tappo scavato internamente, con collo pochissimo ristretto si raccomandano per piccoli animali a forma globosa o molto schiacciata.

Di grande utilità sono i tubi con fondo arrotondato, orli arrotati a fuoco, e pareti non molto spesse. Quelli di un calibro mag-

giore di 30 mm. devono avere gli orli leggermente arrovesciati in fuori, per potervi ben legare intorno un pezzo di vescica. Tutti indistintamente si chiudono con tappo di sughero; questo dev' essere piuttosto basso, cilindrico, in modo da combaciare perfettamente con la parete del tubo, e la sua faccia interna dev' essere spianata con un taglio netto, acciò non accada che si stacchino facilmente dei pezzetti di sughero e vadano ad imbrattare il liquido. Si badi bene a scegliere tappi ben compatti senza screpolature nè buchi.

Per conservare piccoli animali, uova, larve ecc. è utile mettere i tubicini che li contengono, turati con bambagia, in un vaso con alcool ben chiuso: così l'alcool dei tubicini non si evapora e rimane limpido, mentre i tappi di sughero a lungo andare, per l'acido tannico che si scioglierebbe, colorerebbero in bruno i preparati.

Per animali larghi e piatti, come Asteridi, Pleuronettidi e simili, si usano recipienti a faccie rettangolari, stretti, piuttosto alti, che si chiudono con una lamina di vetro mercè un mastice qualunque. Questi recipienti hanno il vantaggio di lasciar meglio osservare il preparato.

Per forme sottili, allungate e rigide, ad esempio *Funiculina*, uso tagliare, secondo la lunghezza necessaria, tubi di vetro da pipette, chiudendone un estremo alla fiamma e l'altro con un tappo di sughero.

Nelle manipolazioni preventive si usano molto i cristallizzatori che, avendo il fondo piano e le pareti basse, possono contenere in poco liquido molti esemplari senza che si tocchino o si pigino. Essi si prestano anche per tenervi animali viventi nell' acqua di mare, onde lasciarli in riposo, perchè si distendano, per poi ucciderli con metodi lenti o rapidi, e per indurirli nei differenti liquidi, finchè si trasportano in recipienti definitivi. Questi cristallizzatori hanno orli smerigliati, sicchè possono coprirsi con dischi di vetro.

Per indurire vermi o altri animali allungati abbiamo delle vaschette rettangolari coverte da una lamina di vetro.

S'intende che è necessario avere una quantità di bicchieri comuni senza piede, di diverse dimensioni, che possono servire per tenervi animali viventi; poi tubi di vetro per raccogliere piccoli animali, pipette a contagoccie, bacchette di vetro, bottiglie a collo stretto per reattivi, imbuti di vetro di differenti grandezze, cilindri graduati ecc.

Utensili diversi.

Per conservare animali, e specialmente pesci, di una grandezza superiore ai recipienti di vetro che si sono menzionati, abbiamo fatto

costruire casse di zinco rettangolari con una piccola gronda al margine. Il coperchio è anche di zinco, con i margini ripiegati che si adattano nella gronda; s'impedisce l'evaporazione, riempiendo la gronda con acqua e uno strato di olio. Il coperchio ha un foro nel mezzo, che serve al passaggio dell' aria compressa nella chiusura e che vien turato dopo con un tappo. Però queste casse hanno l'inconveniente che lo zinco dopo un certo tempo vien corroso (probabilmente da sostanze acide che lo spirito scioglie dai tessuti animali). La cassa di metallo si rivestirà con una fodera esterna di legno per garentirla dagli urti.

Oltre le vaschette rettangolari di vetro, per indurire animali di forma allungata, abbiamo delle cassette rettangolari di zinco con uno strato di cera sul fondo, per fissare gli spilli destinati a mantenere distesi i preparati. Quando si usano liquidi che attaccano gli spilli metallici (acidi, sublimato ecc.) sarà utile adoperare aculei di *Erinaceus* o di Cactee.

Per portare gli oggetti da un recipiente in un altro, onde cambiare il liquido, si usano delle spatule di diversa grandezza, preferibilmente di corno, giacchè non sono attaccate dai liquidi.

Una grande pinzetta di ferro o di ottone è comodissima per prendere animali da recipienti profondi. Si avranno ancora piccole pinzette, forbici, coltelli di diversa grandezza e siringhe.

Per affumicare Attinie uso il seguente apparecchio. All' estremità di un piccolo soffietto si adatta la bocca di una pipa metallica, riempita di tabacco acceso, il cui tubo curvato ad S s'intromette dov'è l'animale da narcotizzare col fumo.

Reattivi.

Il liquido più indispensabile senza dubbio è l'alcool. Quello rettificato, limpido e che si mescola con l'acqua distillata senza dare nessun precipitato è da preferirsi per la preparazione e conservazione degli animali delicati e trasparenti, mentre per le forme grosse si può usare alcool ordinario, oppure il risultato della ridistillazione di quello già usato che preventivamente si neutralizzerà, aggiungendovi calce se è acido, o acido muriatico se alcalino. Abbiamo sempre pronta una quantità di alcool a 70% che è quello usato ordinariamente per conservarvi gli animali; solo in alcuni casi speciali si prende quello a 90%. Prima di adoperare l'alcool debole, fatto al momento allungandolo con acqua, bisogna lasciarlo bene riposare, e ciò per evitare che l'aria contenuta nell' acqua, liberandosi in

piccole bollicine. si attacchi al preparato e, sollevandolo, lo schiacci contro la superficie del liquido.

Gli animali fissati con qualunque liquido si conservano dopo in alcool; per quelli molli o gelatinosi s'incomincia col lasciarli 2 a 6 ore in alcool a 35 o a 50 % secondo la maggiore o minore consistenza; poi o si trasportano in quello a 60 % o direttamente in quello a 70 %.

Quando le soverchie manipolazioni possano sciupare preparati, l'alcool si cambia togliendo una porzione di quello più debole in cui sono, e aggiungendovene del più forte fino al grado voluto; e per evitare ogni scossa questo cambiamento può farsi mediante sifoni.

Perchè gli animali si possano definitivamente conservare è mestieri che l'alcool a 70 % sia cambiato una volta dopo 12—24 ore, e se il pezzo è alquanto spesso un' altra volta dopo un paio di giorni.

Le forme di una certa consistenza s'immergono direttamente in alcool a 70 % che si cambia come abbiamo detto. Accade, talvolta, sebbene raramente, che anche dopo i necessari cambiamenti, l'alcool dopo qualche tempo ancora si colori; in tal caso diventa necessario cambiarlo di nuovo.

Quando in un recipiente si mettono animali che non ancora sono imbevuti di alcool, è necessario agitarlo ogni tanto, per evitare che si formi in prossimità del fondo uno strato di alcool molto debole nel quale gli animali potrebbero essere macerati.

Ho provato molti liquidi per poterli sostituire all' alcool, ma sempre ho avuti risultati cattivi. Alcuni, come il liquido di Goadby e quello di Owen usati per il passato nella conservazione delle forme gelatinose, a lungo le riducono di grandezza e le sformano completamente. Il liquido di Wickersheimer, a suo tempo tanto preconizzato, usato per gli animali marini, li deforma o li macera. L'alcool a 70 % è preferibile per conservare definitivamente gli animali, purchè essi ne siano sufficientemente imbevuti mercè reiterati cambiamenti; alcool più forte, non solo non è, nella maggioranza dei casi, necessario alla buona conservazione, ma riesce altresì dannoso, perchè a lungo indurisce troppo e rende fragili i pezzi.

L'alcool è utile anche per narcotizzare o uccidere lentamente o rapidamente.

Acido cromico. Dopo l'alcool questo acido in soluzione acquosa è un reattivo utilissimo, e serve specialmente per uccidere e indurire animali gelatinosi o molli. Essi però vi devono rimanere dentro giusto il tempo necessario, altrimenti si tingono troppo e diventano fragili. Bisogna poi, come bene si sa, lavare con acqua dolce

i pezzi, per evitare che essi posti nell' alcool producano precipitato e acquistino col tempo una tinta troppo verdastra. L'acido cromico si adopera in miscele con l'acido osmico, acetico, picrico, con sublimato e raramente con l'alcool. Le soluzioni si possono fare in acqua comune ed eccezionalmente anche in quella di mare, ed è bene tenerle in luoghi freschi. Quelle che hanno servito una volta, possono essere usate ancora, se non sono state troppo diluite dall' acqua che contenevano gli animali, e non sia passato troppo tempo: del resto è facile accorgersi, se il liquido è alterato, dal cambiamento di colore che tende al verde.

Acido acetico. È un reattivo che ha il potere di penetrare istantaneamente nei tessuti e fissarli, ed è il mezzo più efficace per uccidere rapidamente gli animali contrattili, ma ha l'inconveniente di rammollirli se vi rimangono dentro molto tempo. Essi restano relativamente trasparenti. In certi casi è necessario usare l'acido in soluzioni concentrate, e spesso vien mescolato all' acido cromico per uccidere e indurire animali trasparenti non contrattili.

Acido osmico. In generale ora non si usa più tanto come per lo passato, giacchè presenta varii inconvenienti. Io mi sono studiato di sostituirlo con altri reattivi, ed in molti casi vi sono riuscito perfettamente. Indurisce bene le forme gelatinose e ne conserva sufficientemente la trasparenza, ma se la sua azione dura troppo a lungo, esso annerisce molto i preparati e li rende fragili; perciò questi debbono rimanervi soltanto finchè abbiano acquistato una leggiera tinta bruna[1]. Prima di passarli in alcool si lavano per alcuni minuti in acqua dolce o distillata, e lo stesso si fa per quelli trattati con qualunque miscela contenente osmio.

Il liquido di Kleinenberg[2] è stato tra i primi adoperati in questa Stazione per la conservazione delle forme marine. L'inconveniente che esso presenta d'ingiallire l'alcool anche dopo reiterati lavaggi, e di non indurire sufficientemente, lo ha fatto a poco a poco abbandonare, tanto che adesso si usa molto di rado e quasi solamente a scopi istologici.

---

[1] Il metodo di Paul Mayer per scolorare i pezzi troppo anneriti (vedi Mitth. Z. Stat. Neapel 2. Bd. 1880 pag. 8) non è adottabile per gli animali molli i quali verrebbero ammolliti di troppo.

[2] Il liquido di Kleinenberg si fa nella maniera seguente: Si mescolano 100 c. c. di una soluzione acquosa concentrata di acido picrico con 2 c. c. di acido solforico conc.; al liquido filtrato si aggiunge 3 volte il proprio volume di acqua distillata.

Acido lattico. In soluzione all' 1 $^{00}/_{00}$ in acqua di mare serve anche bene a fissare larve e piccoli organismi gelatinosi.

Gli acidi muriatico, nitrico, pirolignoso e solforico sono usati raramente.

Sublimato corrosivo. Raccomandato da A. Lang, si adopera moltissimo come fissatore, perchè ha la proprietà di penetrare presto e d'indurire molto; si usa in soluzioni concentrate sia in acqua dolce, come in acqua di mare, a freddo e a caldo. Nelle manipolazioni col sublimato non si useranno istrumenti di metallo, giacchè essi decompongono la soluzione, si sciupano e guastano i preparati. Le soluzioni si possono anche fare a caldo, per economia di tempo, in recipienti di vetro o di porcellana; si abbia la precauzione di evitare l'ebollizione in recipienti aperti, di non respirarne i vapori, e di non imbrattarsi le mani se vi sono screpolature o ferite aperte.

Quasi tutti gli animali preparati con questo reattivo possono servire anche per ricerche di istologia. Spesso si usa anche in miscele con acido acetico, cromico, e con solfato di rame.

Gli animali fissati col sublimato, dopo il lavaggio nell' acqua dolce, devono rimanere, secondo è stato indicato da P. Mayer, nell'alcool iodato, finchè non lo scolorino più anche rimanendovi per qualche tempo: senza di che il preparato diviene fragile e in esso si forma un precipitato nero contenente mercurio; talvolta si anneriscono anche le pareti interne del recipiente.

Bicromato di potassio. Si adopera in soluzioni al 5 $^{0}/_{0}$ per indurire lentamente alcuni animali gelatinosi senza renderli troppo fragili, il che non si può ottenere con l'acido cromico. Per l'abbondante precipitato che dànno, allorchè si passano in alcool, gli oggetti trattati col bicromato, l'uso di questo reattivo non è da raccomandarsi. Per scolorare i preparati che già si trovano in alcool, aggiungo a questo alcune gocce di acido solforico concentrato.

Solfato di rame. Se ne usano soluzioni del 5 al 10 $^{0}/_{0}$, fatte a caldo in acqua dolce, e serve solo o mescolato al sublimato per uccidere larve ed animali delicati. Gli oggetti trattati con questo reattivo devono poi lavarsi ripetutamente con acqua, finchè questa non rimanga perfettamente limpida, altrimenti si formano nei tessuti dei cristalli che li rendono opachi. Si può fare a meno del lavaggio, quando i pezzi devono essere successivamente trattati con un acido.

Idrato di cloralio. In soluzioni debolissime, all' 1 o 2 $^{00}/_{00}$, fatte di fresco in acqua di mare, lo usiamo per narcotizzare diversi

animali prima di fissarli[1]. Questo metodo ha il vantaggio che, se l'animale dopo un certo tempo non rimane nelle condizioni volute per essere preparato, si può rimettere in acqua di mare, ove ripiglierà i movimenti e continuerà a vivere. Si adopera pure per far uscire, onde poi prepararli, animali che vivono nelle pietre, nelle incrostazioni di alghe calcaree, nelle colonie di Serpule e di Madrepore, i quali vi si lasciano dentro da 6—12 ore.

Oltre i citati reattivi si avranno in piccole quantità cloroformio, etere e tintura alcoolica di iodo.

Miscele più adoperate.

Alcool e acido cromico: { Alcool a 70% / Acido cromico 1% } parti uguali.

Alcool cloridrico: { Alcool a 50% . . . . . 100 c. c. / Acido muriatico conc. . . . . 5 c. c.

Alcool iodato: { Alcool a 35% o a 70% . . . . . 100 c. c. / Tintura alcoolica di iodo . . . . . 2,5 c.c.

Acqua marina alcoolizzata: { Acqua di mare . . . . . 100 c. c. / Alcool assoluto . . . . . 5 c. c.

Miscela cromo-acetica Nr. 1: { Acido cromico all' 1% . . 100 c. c. / » acetico conc. . . . 5 c. c.

» cromo-acetica No. 2: { Acido acetico conc. . . . 100 c. c. / » cromico all' 1% . . 10 c. c.

» cromo-osmica: { Acido cromico all' 1% . . . . . 100 c. c. / » osmico all' 1% . . . . . 2 c. c.

» cromo-picrica: { Acido cromico all' 1% / Liquido di Kleinenberg } parti uguali.

» di rame e sublimato: { Solfato di rame al 10% . . 100 c. c. / Sublimato in soluzione satura 10 c. c.

» di bicromato di potassio e acido osmico: { Bicromato di potassio al 5% 100 c. c. / Acido osmico all' 1% . . 2 c. c.

» di sublimato e acido acetico: { Sublimato soluz. conc. 100 c. c. / Acido acetico conc. . 50 c. c.

» di sublimato e acido cromico: { Sublimato soluz. conc. 100 c. c. / Acido cromico all' 1% 50 c. c.

---

[1] È inutile servirsi di una qualità fina.

B. Metodi di preparazione e conservazione.

Protozoa.

Essendo i Protozoi animali molto piccoli e per la maggior parte invisibili ad occhio nudo, la loro preparazione rientra nel campo microscopico, perciò mi sono occupato solamente delle specie più grandi. Alcune Gregarine che si trovano parassite nel nucleo intestinale della *Salpa maxima africana* sono ben riuscite col liquido di Kleinenberg, lasciandovele dentro per quasi un' ora prima di trasportarle in alcool debole.

Radiolaria.

La *Thalassicolla* si fissa bene in acido cromico al $^1/_2\,\%$, ove si lascia circa un' ora e poi gradatamente si trasporta in alcool a 70 %.

Le Aulacanthidae e le Acanthometrae si mettono direttamente in alcool a 50 % e dopo poche ore si passano in quello a 70 %. Buone preparazioni si hanno anche, aggiungendo all' acqua di mare che contiene gli animali, qualche goccia di acido osmico all' 1 %, e poi lavandoli in acqua dolce prima di passarli in alcool. Di alcune specie fissate insieme ad altri piccoli organismi pelagici in una soluzione concentrata di sublimato in acqua di mare ottenni buonissimi preparati microscopici.

Sphaerozoidae[1]. Le diverse specie del genere *Sphaerozoum* e *Collozoum* che hanno forma sferica o cilindrica si fissano in alcool a 35 % iodato, lasciandovele dentro da 15 minuti ad un ora circa ed avendo cura di agitare il liquido, perchè rimanendo troppo tempo sul fondo del recipiente gli animali si appiattiscono. Volendone preparare una gran quantità in una sol volta è necessario mettere il liquido fissatore in un cristallizzatore ampio, perchè esse non si comprimano a vicenda. Dopo il tempo stabilito si passano in alcool a 35 %, ove rimangono un paio d'ore; il cambiamento si può fare trasportando con una spatula le colonie in un altro cristallizzatore della stessa grandezza oppure togliendo lentamente l'alcool iodato e sostituendovi l'alcool a 35 %, però senza mai lasciarle senza liquido. Nella stessa maniera si passano in alcool a 50 % e dopo 12 ore in quello a 70 % che vien rinnovato dopo 24 ore. In questo modo si ottengono preparati incolori che possono servire anche per ricerche

[1] Questi metodi sono stati descritti da K. Brandt a pag. 7—11 della sua monografia: Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Golf. Neapel. 13. Monogr. 1885.

istologiche. Non è da raccomandarsi l'acido osmico, perchè si anneriscono di troppo.

Nelle colonie di *Sphaerozoum* con formazioni isosporiche la forma non si fissa coll' alcool iodato, invece bisogna adoperare il sublimato concentrato. I generi *Myxosphaera*, *Acrosphaera* e *Collosphaera* si uccidono in acido cromico all' 1 %, usando la stessa forma di recipiente e le medesime precauzioni dette per il *Collozoum*. Vi si lasciano da $^1/_2$—1 ora, dopo di che, versando via l'acido, vi si sostituisce dell' acqua dolce per lavarle, ma in maniera che le colonie galleggino nel liquido, giacchè altrimenti si rompono: allo stesso modo si passano gradatamente in alcool.

Acinetidae. La *Trichophrya salparum* ha dato belle preparazioni microscopiche col sublimato conc. in acqua di mare. Invece con l'*Acineta foetida*, che vive comune sugli idroidi, si sono avuti migliori risultati con l'acido osmico.

Vorticellidae. Le colonie di *Zoothamnium* si uccidono meglio con il sublimato conc. bollente.

Porifera.

Per le spugne che devono servire a scopo di collezione basta l'immersione diretta nell' alcool a 70 %, rinnovandolo come si è detto a pag. 440.

Per evitare la contrazione nelle Halisarcidae le fisso o in acido cromico all' 1 %, lasciandovele mezz' ora, o in sublimato conc. per 15 minuti. Le spugne che dovranno servire per lo studio, se non sono troppo voluminose, cioè se non hanno uno spessore maggiore dei 10 cm., s'immergono in alcool a 90 % o assoluto, rinnovandolo una volta dopo 3 o 4 ore ed una seconda dopo 24—48 ore; se invece più grandi, si tagliano in piccoli pezzi con un coltello ben affilato e si trattano nella stessa maniera.

Per farle seccare si laveranno prima in acqua dolce per un paio d'ore, dopo si lasceranno una giornata in alcool ordinario e poi all'aria o al sole: così non avranno cattivo odore. Se si vuol mantenere per diversi giorni il colore rosso di alcune spugne (*Suberites*, *Axinella*) basta metterle in alcool a 40 % senza cambiarlo.

Anthozoa.

La prima cosa da farsi, quando si è pescato un Antozoario, è di metterlo in un recipiente con acqua fresca di mare. Succede sempre che gli animali, disturbati o dall' apparecchio di pesca o dal trasporto, si contraggono o si ritirano completamente: per farli espan-

dere, o basta il lasciarli in un vaso con acqua di mare limpida, oppure è necessario tenerli per un tempo più o meno lungo in acqua corrente. Spesse volte ho osservato che si aprono solamente dopo alcuni giorni di permanenza nella stessa acqua, quando questa già incomincia a decomporsi.

I seguenti metodi, specialmente quelli con la miscela cromo-acetica no. 2, servono a conservare gli animali per musei, ed al più per ricerche di anatomia grossa.

Quasi tutti gli Alcionarii, contenendo piccoli spicoli calcarei che sono caratteri specifici, devono rimanere nella miscela acida il minor tempo possibile, affinchè l'acido non attacchi gli spicoli.

Nei casi in cui la miscela cromo-acetica no. 2 non dà buoni risultati, potrà provarsi invece il miscuglio di sublimato ed acido acetico, ma sempre per la sola uccisione, trasportando poi gli animali rapidamente in alcool debole.

Un metodo usato da G. v. Koch è l'immersione rapida degli animali distesi in alcool a 90 % o assoluto, injettandone dopo anche nell' interno della colonia.

Appena le colonie di *Cornularia*, *Clavularia*, *Rhizoxenia* e *Sympodium* sono espanse, con un piccolo sifone si fa uscire tutta l'acqua di mare che è nel recipiente, lasciandovene tanta quanto basta a covrire la colonia. Questa operazione dev' essere fatta con molta attenzione, onde evitare qualunque scotimento che possa far contrarre i polipi: perciò si mette nel bicchiere il sifone già pieno di acqua, tenendone chiusa l'apertura inferiore con un dito, per poterne regolare l'efflusso. Poi si versa rapidamente nel recipiente un volume di miscela cromo-acetica no. 2 doppio di quello dell' acqua in cui sono gli animali, che immediamente dopo si trasportano in alcool a 35% o 50 %, imprimendo al preparato qualche leggiera scossa che spesso riesce utile per far distendere meglio i tentacoli. Un' altro metodo buono è l'uccisione con il sublimato conc. caldo, usato nelle stesse proporzioni della miscela cromo-acetica, lavando gli animali, non appena morti, in acqua dolce.

I grandi *Alcyonium* si possono anche uccidere in un' altra maniera, cioè immergendoli rapidamente nell' acido cromo-acetico no. 2 e sospendendoli, appena morti, in un vaso contenente alcool debole in modo che i polipi non tocchino le pareti; e se i polipi sono rimasti bene distesi, il cambiamento nei diversi alcool si farà molto gradatamente. Spesso succede che nell' alcool debole si formano aderenti ai polipi delle bollicine d'aria che per la loro tendenza a salire premono quelli

tanto da sformarli: ciò si può evitare dando dei piccoli colpi al recipiente.

Pennatula phosphorea e *Kophobelemnon*. Gli animali espansi si prendono per la base nuda e molto rapidamente s'immergono in un cilindro profondo che contiene la miscela cromo-acetica no. 2; dopo alcuni secondi si mettono in un cristallizatore con alcool a 50 %, ove si dispongono con il dorso sul fondo. Indi con una piccola siringa a canula molto sottile s'inietta dell' alcool a 70 % da un piccolo foro che si pratica nell' estremo della base; così l'alcool entra nei polipi, li gonfia e ne distende i tentacoli; e per evitare che l'alcool esca, si fà una legatura. Dopo alcune ore si trasportano in alcool a 70 % e nei recipienti definitivi il *Koph.* si sospende capovolto ad un galleggiante di vetro.

Pennatula rubra, *Pteroides spinulosus*, *Veretillum*, *Funiculina*. Si uccidono come i Pennatulidi precedenti, ma dopo si trasportano in alcool debole senza operare l'injezione. Le forme molli, come *Ver.*, dovranno sospendersi nel recipiente definitivo.

I piccoli esemplari di Pennatulidi si possono uccidere senza toglierli dal bicchiere, ove si sono distesi, e operando come per le Cornularie.

Le ramificazioni piuttosto grandi di *Gorgonia*, *Gorgonella*, *Primnoa*, *Muricea*, *Isis* ecc. debbono uccidersi con la miscela cromo-acetica no. 2 nello stesso recipiente dove si sono distese, a causa della grande sensibilità dei loro polipi. Si raccomanda sempre di lasciare nel momento dell' uccisione gli animali nella minor quantità possibile di acqua, e di versarvi su un volume della miscela doppio di quello dell' acqua in cui sono. Ho potuto diverse volte osservare che i Gorgonidi che si espandono nell' acqua di mare che incomincia a decomporsi, sono quelli che si fissano meglio.

Le piccole colonie o pezzi di colonie rimangono con i polipi distesi, se si uccidono con il sublimato conc. bollente.

L'*Isis* si conserva molto bene anche con il miscuglio di sublimato e acido acetico.

Corallium rubrum. Espansione in acqua di mare corrente, uccisione con sublimato conc. bollente (metà volume dell' acqua di mare), e subito dopo trasporto in alcool debole. Con questo metodo il colore si conserva perfettamente, mentre che colla miscela cromo-acetica si sbiadisce di molto. L'alcool che ha servito per la manipolazione del *C.* è bene che non si usi per la preparazione di animali delicati. (Una colonia di *Antipathes* messa in detto alcool dopo 24 ore era tutta colorata in rosso.)

Zoantharia. Tutte le specie di *Antipathes* si fissano con il sublimato conc., e per la poca contrattilità dei polipi, la loro preparazione riesce sempre. Il sublimato conc., usato a freddo, deve rappresentare lo stesso volume dell' acqua in cui sono contenuti i polipi.

Actiniaria. La preparazione di questo gruppo presenta molte difficoltà; la grande contrattilità e la resistenza del sistema muscolare della maggior parte delle specie costituiscono spesso per il preparatore un ostacolo insormontabile. Il più delle volte, mentre già si crede che l'animale sia fissato e privo di qualunque sensibilità, basta l'immersione in un reattivo ad azione rapida per vederne contrarre subito i tentacoli e tutto il corpo divenire irreconoscibile.

Di alcune forme per esempio, trattando varii esemplari con lo stesso metodo e nelle stesse condizioni, una porzione muore distesa e gli altri contratti; e la buona riuscita dipende in alcuni casi da ragioni che per ora ci sono del tutto ignote. Con tutto ciò, se si usa grande attenzione, almeno per molte specie, si arriva a conservarle perfettamente.

L'Anemonia sulcata (*Anthea cereus*) è la più facile a preparare. Bene distesa sotto l'acqua corrente, si uccide con la miscela cromopicrica (in volume uguale, all' acqua in cui si trova), versando questa rapidamente nel recipiente che contiene l'attinia, dopo di averne tolta tanta acqua quanto è possibile, rimanendo l'animale immerso. Dopo 5 o 10 minuti, quando l'animale è morto, la sua base si stacca dalla parete dov' era fissata, e allora si trasporta in un altro recipiente con acido cromico ad $^1/_2\,^0/_0$, ove si capovolge, sospendendolo per il margine della base con uno o più uncini, e cercando con leggere scosse di dare ai tentacoli la loro disposizione naturale. Passata una mezz'ora, si mette in alcool debole, ed è bene che nel recipiente definitivo l'animale si lasci galleggiare capovolto, cosa però inutile per i piccoli esemplari.

Per le seguenti attinie uso l'uccisione col sublimato conc. bollente: *Eloactis*, *Sagartia Dohrnii*, *Paranthus*, *Corynactis* e piccoli esemplari di *Aiptasia*: prima di trasportarle in alcool le lascio indurire per alcuni minuti in acido cromico al $^1/_2\,^0/_0$.

Quando l'*Heliactis bellis*, il *Bunodes gemmaceus* e il *B. rigidus* sono bene distesi, si tolgono dal bicchiere $^2/_3$ dell' acqua di mare e vi si sostituisce idrato di cloralio al $2^{00}/_{00}$. Dopo un paio di minuti si toglie di nuovo il liquido, lasciandovi appena quello che serve a covrire gli animali, e si uccidono versandovi sublimato conc. freddo.

L'*Adamsia Rondeletii* si narcotizza col fumo di tabacco[1] nella maniera seguente.

Dalla conchiglia dove sono fissate le Adamsie si cava fuori il Paguro, per evitare che disturbi le attinie; poi si sospende la conchiglia per mezzo di un filo ad una assicella di legno che poggia sugli orli di un bicchiere con acqua di mare, abbastanza ampio da contenere le attinie in perfetta espansione, senza che i loro tentacoli tocchino le pareti. Di questi bicchieri si mettono tanti quanti ne entrano in un cristallizzatore molto largo (oppure in un gran piatto a pareti basse) riempito a metà d'acqua, e si ricuoprono con una campana di vetro, la quale si fa pescare nell' acqua del cristallizzatore. Coll' apparecchio descritto a pag. 439 s'incomincia a riempire con fumo di tabacco (che dev' essere di qualità molto forte) lo spazio vuoto compreso nella campana, e si sospende l'operazione solamente quando questo è pieno di una nebbia di fumo denso che impedisce di vedere attraverso. Per fare uscire dalla campana l'aria entrata col fumo, prima d'incominciare l'affumigazione si mette un tubo di vetro piegato a *U* con un' apertura dentro lo spazio chiuso, e l'altra fuori.

Per regolare la durata dell' operazione è necessario che si faccia la prima affumigazione verso le ore 2 p. m. A poco a poco si vedrà il fumo dileguarsi, l'acqua incominciare ad assorbire le sostanze narcotiche contenute in esso, e gli animali per la maggior parte distendere la corona dei tentacoli. Verso le 5 p. m. si fa la seconda affumigazione simile alla prima e si lascia il tutto durante la notte. La mattina seguente si toglie con cautela la campana di vetro e con un ago si toccano i tentacoli, per sapere in quale stato di sensibilità si trovano; se sotto lo stimolo non si contraggono, si pone tra i bicchieri un cilindretto aperto contenente alcuni cent. cubici di cloroformio e si rimette la campana, per lasciare agire per 2 o 3 ore i vapori del cloroformio. Finalmente gli animali si uccidono con la miscela cromo-acetica Nr. 2, s'induriscono con acido cromico $^1/_2\%$ e indi in alcool, facendoli rimanere sospesi. Se invece i tentacoli dànno ancora segni di sensibilità, si farà una terza affumigazione e dopo un paio d'ore gli animali si tratteranno nella maniera detta. Solamente così ho potuto ottenere dei bellisimi esemplari

[1] I fratelli Hertwig che pubblicarono questo metodo l'hanno veduto nel laboratorio della Stazione Zoologica, come essi stessi dicono (vedi Jena. Zeit. Naturw. 13. Bd. 1879 pag. 467).

con la colonna bene distesa e con il disco e i tentacoli in piena espansione.

L'*Adamsia palliata* si può trattare nello stesso modo senza sospendere la conchiglia; ho avuto buoni risultati, narcotizzando lentamente l'animale con acqua di mare alcoolizzata e poi uccidendolo con la miscela cromo-acetica Nr. 2, o col sublimato conc. caldo.

La *Cladactis*, la *Cereactis* e la piccola *Bunodeopsis strumosa* si fanno morire con la miscela cromo-acetica Nr. 2 e subito dopo s'induriscono in acido cromico all' 1%, sospendendole con un uncino di vetro che s'infigge nel margine della base, e capovolgendole nei liquidi indurienti e conservatori. Ciò non è necessario per la *Bunodeopsis*. Per le due prime forme è utile che gli esemplari siano completamente sani, cioè che non vi siano lesioni o rotture, altrimenti, nel trasportarli in alcool, il liquido contenuto nel corpo dell' animale esce e questo resta raggrinzito. I grandi *Cerianthus* si fissano con l'acido acetico conc. e subito dopo, legandoli con un filo attorno alla colonna verso la base, si sospendono in alcool debole e con qualche leggera scossa si cerca di aggiustare i tentacoli; per i piccoli è inutile la sospensione.

L'*Actinia equina* e l'*A. Cari* si trattano con la miscela bollente di sublimato e acido acetico, seguita dall' acido cromico ad $^1/_2$% per l'indurimento. Spesso ho potuto conservare la prima specie, sollevandola delicatamente dal bicchiere in cui era espansa con una spatula, e immergendola in una soluzione concentrata di sublimato.

L'*Edwardsia* si narcotizza lentamente, versando a poco a poco dell' alcool a 70% nell' acqua di mare in cui si trova, e si uccide dopo con sublimato conc. caldo. La buona riuscita dipende dalla completa perdita di sensibilità, cosa che si può verificare toccando i tentacoli con uno spillo.

Difficilissima è la preparazione di alcune specie di *Polythoa*; con i reattivi ad azione rapida si ha almeno la colonna estesa e talvolta una porzione dei tentacoli fuori del disco. Una *Polythoa* che vive sulle spugne e sulle alghe calcaree (probabilmente una varietà della *P. axinellae*) si prepara molto bene con il sublimato conc. bollente.

Le larve di Attinie si uccidono con il sublimato conc., o con la miscela cromo-acetica Nr. 2.

Madreporaria. L'*Astroides calycularis* si lascia tutta una notte in bicchieri ripieni con acqua di mare limpida; ordinaria-

mente al mattino seguente si trovano i polipi in piena espansione; allora, tolta una porzione dell' acqua, senza che però gli animali restino allo scoverto, si uccidono con una soluzione bollente di sublimato e acido acetico in volume eguale a quello dell' acqua di mare. Immediatamente dopo si trasporta la colonia in alcool a 35% di cui si farà una iniezione nelle bocche dei polipi, per mantenerli distesi; in seguito si aumenta gradatamente la forza dell' alcool e, ripetendo le iniezioni, si portano finalmente in alcool a 70%, ove si laveranno bene colla tintura di iodio.

Le *Caryophyllia*, *Dendrophyllia* e *Cladocora* si fissano col sublimato conc. bollente, ma è difficile molto il prepararle con i polipi in perfetta espansione, e ciò tanto per la loro grande contrattilità come per la somma delicatezza delle pareti del corpo.

Hydromedusae.

Le Idromeduse in generale sono forme delicatissime che facilmente muoiono e si decompongono, perciò è necessario che si proceda alla loro preparazione al più presto possibile dopo che sono state pescate.

Specialmente alcune Campanularidae, come ad esempio *Aglaophenia*, *Plumularia*, *Sertularia* e forme simili, che vivono in acque profonde, arrivano in laboratorio quasi sempre rovinate o morte, e, più facilmente di altre forme, sciupate dalla draga, dalle reti di fondo o dagli altri ordegni di pesca. La miglior cosa che si possa fare di questi esemplari è di metterli direttamente in alcool per conservare almeno il perisarco.

Altre forme che vivono a poca profondità e che si possono pescare, usando tutte le precauzioni per non maltrattarle, hanno bisogno di essere manipolate subito, altrimenti dopo non molto tempo i polipi si ritirano e non è più possibile di farli uscire dalle loro cellette. In generale queste forme sono più contrattili delle Tubularidae.

Tutti gli Hydroidea, cioè a dire le forme polipoidi fisse, salvo rarissime eccezioni, si uccidono con il sublimato conc. caldo, beninteso mentre che i polipi si trovano in completa espansione, la quale si ottiene mettendoli, appena ricevuti, in bicchieri con acqua di mare fresca. Subito dopo che si è versato il liquido fissatore sugli animali, il tutto si versa in un cristallizzatore, ove già vi è dell' acqua dolce, per raffreddarlo, indi gli animali si trasportano in acqua dolce pura per il lavaggio e dopo 5 minuti in alcool debole.

Se si vuol evitare il riscaldamento, si può usare il sublimato conc. freddo, ma ciò solamente per le Tubularidae.

Per le grandi colonie di *Tubularia* e *Pennaria* l'uccisione può farsi con il miscuglio di sublimato e acido cromico in volume eguale a quello dell' acqua che contiene i polipi; dopo pochi minuti si passano in alcool.

Meduse di Tubularidae. Le piccole forme di *Eleutheria* (*Clavatella*), *Cladonema*, *Podocoryne* e simili vengono uccise con il miscuglio di sublimato e acido acetico usato in grande quantità: l'*E.* si fissa anche bene col liquido di Kleinenberg.

La *Lizzia Koellikerii* e l'*Oceania pileata*, appena hanno disteso bene i tentacoli, si uccidono con l'acido acetico conc. e subito dopo si fanno cadere in un tubo che contiene il miscuglio di alcool e acido cromico; agitando lentamente il liquido, l'animale riacquista la forma; nel miscuglio resteranno un 15 minuti, indi si mettono in alcool a 35% che a poco a poco si porta a 70%. Invece del miscuglio di alcool e acido cromico, si può prendere come liquido induriente quello cromo-osmico, ma gli animali non rimangono così trasparenti ed i tentacoli si contraggono alquanto.

L'indurimento, sopratutto se le meduse da prepararsi sono molte, si farà tenendo il tubo in posizione orizzontale in maniera che l'ombrella capovolta poggi sulla parete laterale del tubo e che gli individui non si tocchino fra loro. Per la conservazione definitiva di alcune meduse (*Lizzia*), uso metterne una sola in un piccolo tubo con alcool, turato con bambagia (v. sopra pag. 438).

L'*Oceania conica* e la *Tiara pileata*, prima di trattarle come la *Lizzia* ecc., si narcotizzano in acqua di mare alcoolizzata al 3%.

Meduse di Campanularidae. *Eucope*, *Gastroblasta* ed *Obelia* si fissano con la miscela di solfato di rame e sublimato, dopo un paio di minuti si lavano in acqua dolce, finchè sparisca ogni traccia di precipitato.

Mitrocoma ed *Aequorea* si uccidono con acido acetico e immediatamente dopo si trasportano nel miscuglio cromo-osmico, ove si lasciano da 15 a 30 minuti secondo la grandezza dell' animale. Le piccole *Aequorea* si possono fissare direttamente con la miscela cromo-osmica.

La *Tima flavilabris* si uccide con acido cromico al 5% che si versa in volume eguale a quello dell' acqua che contiene l'animale; dopo 5 minuti si mette nella miscela cromo-osmica, ove resta almeno

una mezz' ora. indi si lava bene in acqua dolce, e si trasporta gradatamente in alcool.

Olindias Müllerii. Si fissa con l'acido acetico, immediamente si passa in acido cromico all' 1%, ove con una pinzetta si distendono i tentacoli marginali.

Trachymedusae: *Rhopalonema, Cunina, Aegineta, Aeginopsis, Liriope* e *Carmarina.* Si fissano col liquido cromo-osmico per 5—20 minuti secondo la grandezza, poi si lavano in acqua dolce e si passano gradatamente in alcool. La *Cunina* talvolta riesce meglio, uccidendola coll' acido acetico conc. e indurendola dopo colla miscela cromo-osmica.

Per impedire l'appiattimento della campana nelle grandi idromeduse (*Carmarina, Tima*) è necessario mettere sul fondo del recipiente dove s'induriscono un vetro d'orologio concavo, in cui si farà poggiare la medusa capovolta.

Acalephae.

La *Charybdaea* si fissa rapidamente con la miscela cromo-acetica Nr. 2, e subito dopo si tratta con acido cromico a ½%; dopo una mezz' ora, quando si trasporta in alcool, si abbia cura di sospenderla per i tentacoli.

La *Nausithoe*, l'ephyra di *Pelagia*, e la *Rhizostoma* si uccidono aggiungendo all' acqua di mare in cui nuotano il 3% di una soluzione d'acido osmico all' 1%, e non appena incominciano a prendere una leggera tinta bruna si lavano in acqua dolce per un paio di minuti e si mettono in alcool a 35%. Per evitare l'appiattimento dell' ombrella della *R.*, questa si ucciderà in un boccale a collo leggermente ristretto, e quando l'animale si trova in alcool, si leva il tappo e si chiude l'apertura con una vescica, così che, capovolgendo il boccale con la medusa, il margine dell' ombrella poggerà sugli orli del collo del recipiente, mentre la parte convessa resterà libera nel collo. La medusa rimarrà in questa posizione, finchè l'alcool non si è portato a 70% e tutto il suo corpo non si è impregnato di questo liquido.

Pelagia noctiluca. Si lascia in liquido cromo-osmico per quasi un'ora, dopo si lava con acqua dolce, quivi si lega un filo attorno all'estremo di ciascun tentacolo senza sciuparlo, e quando l'animale è passato in alcool debole, si sospende in modo che la campana non tocchi il fondo piano del recipiente; in questa maniera resta, finchè non è indurita completamente.

Cotylorhiza tuberculata (*Cassiopeia*). Si fissa con l'acido osmico

come la *Rhizostoma*, e non appena incomincia a prendere la leggera tinta bruna, il liquido si sostituisce con bicromato di potassio al 5% che sarà rinnovato dopo un paio di giorni; l'animale in questo reattivo deve rimanere almeno due settimane, ma può lasciarvisi più tempo senza danno. Indi l'alcool a 35% sostituirà il bicromato, e siccome si sono depositati moltissimi cristalli nei tessuti dell' animale e oltre a ciò si è formato un grande precipitato al fondo del recipiente, è necessario rinnovare spesso l'alcool a cui si può aggiungere sul principio qualche goccia di acido solforico concentrato.

Le larve di Acalephae (*Scyphistoma*, *Strobila*) si uccidono con sublimato concentrato caldo: la Strobila si fissa anche bene con una miscela di acido acetico conc. (9 parti ed acido osmico 1% (1 parte); immediatamente dopo si lava con acqua dolce.

Siphonophora.

Come per le Idromeduse, la preparazione si farà subito dopo la pesca, e si sceglieranno gli esemplari che sono in buone condizioni vitali. Specialmente per le Physophoridae, basta talvolta la permanenza di un paio d'ore nello stesso recipiente in cui l'acqua ha subito un cambiamento di temperatura, perchè tutta la colonia vada in pezzi, oppure divenga così fragile da spezzarsi, non appena venga a contatto con il liquido fissatore. Molta cura anche si deve avere nel pulire rigorosamente i recipienti che conterranno gli animali prima della loro uccisione: ho potuto osservare spesse volte che basta una leggera traccia di un acido o di un altro reattivo per dissociare tutta la colonia.

L'*Athorybia rosacea*, unico rappresentante della famiglia delle Athorybiadae, che si trova nel nostro golfo, è molto rara, e solamente con un esemplare ho potuto provare la preparazione, uccidendolo con il miscuglio di solfato di rame e sublimato: l'animale subì qualche contrazione, ma restò intero: lo lavai con acqua dolce e poi lo immersi in alcool.

Per le specie molto delicate (Physophoridae, Agalmidae ecc.) è bene di non versare direttamente gli animali, coll' acqua, dal recipiente in cui sono stati pescati nel cristallizzatore, dove si dovranno uccidere, ma di farveli passare con somma cautela, immergendo i due recipienti sott' acqua in una vasca. Nel cristallizzatore si lascerà la quantità d'acqua sufficiente, perchè l'animale galleggi, e si aspetterà qualche momento per dargli il tempo di distendere bene i polipi ed i filamenti pescatori.

I generi *Physophora*, *Agalma*, *Halistemma*, *Forskalia* si uccidono con la miscela di solfato di rame e sublimato[1] in volume eguale o doppio di quello dell' acqua di mare che contiene il cristallizzatore; la miscela dev' essere versata rapidamente e non sopra l'animale, il quale dopo pochi minuti, quando già è morto, con una larga spatola di corno si trasporta nel liquido induriente, che però non è lo stesso per tutte le specie.

a) La *Physophora*, l'*Agalma* e l'*Halistemma* s'induriscono direttamente in alcool a 35% e dopo quasi un paio d'ore si portano in quello a 70%. Appena la *Ph.* è passata in alcool a 35%, prima che i filamenti pescatori s'irrigidiscano, con l'aiuto di una sottile pinzetta essi si distendono il più possibile. Per cambiare il liquido, che è contenuto nelle campane natatorie, è bene fare delle iniezioni con una pipetta dall' apertura di ciascuna di esse. Quasi sempre si formano nelle campane delle bollicine d'aria che, per la loro tendenza a salire alla superficie, possono alterare la posizione naturale di esse, o, sollevando tutta la colonia, possono schiacciarla contro il pelo del liquido. Per far uscire le dette bollicine basta comprimere leggermente le campane.

b) Il genere *Forskalia* dalla miscela di solfato di rame e sublimato si trasporta nel liquido di Flemming[2], dove può rimanere da 2—6 ore secondo la grandezza della colonia, lavandola dopo per qualche ora in acqua dolce e trasportandola gradatamente in alcool a 70%. L'indurimento delle grandi colonie è meglio farlo nel miscuglio di bicromato di potassio e acido osmico, perchè vi si possono lasciare anche più di 24 ore senza che s'induriscano troppo; siccome il bicromato depone dei cristalli nei tessuti, rendendoli opachi, allorchè l'animale si passa in alcool, si possono aggiungere a questo liquido alcune gocce di acido solforico concentrato che scioglie i cristalli, dopo di che la colonia si può passare in alcool puro.

Per conservare definitivamente le Physophoridae, dopo che sono rimaste ad indurirsi nell' alcool a 70% nei cristallizzatori per un paio di giorni, si metteranno in tubi, accostando la bocca del tubo

---

[1] Ho usato io la prima volta questo metodo nel 1885, come risulta da una nota del Prof. Leuckart inserita nel Zoolog. Anzeiger 8. Bd. a pag. 333, nè da allora in poi altri ne ha fatto menzione se non recentemente il Dr. M. Bedot che ha descritto un metodo presso che simile (in: Arch. Sc. Physiq. Nat. Genève (3) Tome 21 1889 pag. 556).

[2] Acido cromico all' 1% 25 c. c., acido osmico all' 1% 10 c. c., acido acetico glaciale 5 c. c., Acqua distillata 60 c. c.

vuoto alla estremità anteriore della colonia, immergendolo lentamente nel liquido e facendovi scivolare dentro cautamente l'animale insieme al liquido. Le piccole *Agalma* e *Halistemma* possono togliersi dall' alcool, afferandole con una pinzetta per l'estremità posteriore, e si fanno entrare con le campane avanti in un tubo completamente pieno di alcool a 70%, il quale dev' essere d'un calibro tale da non permettere che l'animale si pieghi su sè stesso; il tubo vien turato con bambagia e, ad evitare l'evaporazione dell' alcool, si mette in un' altro tubo d'un calibro maggiore anche ripieno di alcool e che si chiuderà con il solito tappo di sughero. Questo sistema del doppio tubo, siccome evita il movimento che fa il liquido, in un recipiente non completamente pieno, è utilissimo per la spedizione e specialmente per la dimostrazione del preparato, e lo consiglio per tutti gli animali molto delicati e con appendici che facilmente si staccano.

Apolemia uvaria. Uccisione come per le precedenti specie, indurimento con acido cromico all' 1% che si sostituirà nello stesso recipiente alla miscela di solfato di rame e sublimato, la quale vien tolta per mezzo di un sifone. Nell' acido si lasciano una ventina di minuti, si lavano dopo con acqua dolce; a questa poi si sostituisce l'alcool per mezzo di un sifone.

Rhizophysa. Si lascia distendere in un bicchiere con poc' acqua e si uccide con sublimato conc. caldo; si lava subito e, trasportata in alcool debole, vi si raggiustano per quanto si può i fili pescatori ed i tentacoli che si sono aggrovigliati durante la manipolazione.

Physalia caravella. Per lasciare bene distendere le appendici ed i polipi, essa si trasporta in un cilindro riempito d'acqua di mare limpida, avendo cura di prenderla per il pneumatoforo, onde evitare la forte azione urticante. La preparazione riesce tanto meglio quanto più alto è il cilindro, poichè i filamenti pescatori sono molto estensibili. Quando l'animale è bene disteso, si uccide versandovi sopra la miscela di sublimato e acido acetico (1/4 del volume dell' acqua di mare) e appena esso è morto, nella stessa maniera che si è trasportato prima, si passa in un cilindro simile contenente acido cromico 1/2%, e dopo quasi 20 minuti in alcool a 50% e finalmente in quello a 70%.

Hippopodius. Galeolaria, Abyla. Uccisione con la miscela di solfato di rame e sublimato e poi trasporto diretto in alcool debole. La campana dell' *Abyla* si prepara anche bene col liquido cromo-osmico.

La *Praya* si fissa come l'*Hippopodius*, ma poi s'indurisce col

miscuglio di bicromato di potassio e acido osmico, facendovela rimanere uno a due giorni.

Diphyes. Sublimato caldo per ucciderla con la catena degli individui distesa.

La *Velella* si uccide con la miscela cromo-picrica o con quella di sublimato e acido cromico, e dopo pochi minuti si trasporta in alcool debole. La *Porpita* si avvelena lentamente, facendo cadere con una pipetta qualche goccia di liquido di KLEINENBERG nel bicchiere ove è distesa, e quando il bel colore blù della colonia incomincia a diventare rosso, per l'effetto dell' acido, si trasporta in liquido di KLEINENBERG, ove rimane 15 minuti prima di essere messa in alcool debole.

Ctenophora.

Beroe ovata, *Hormiphora*, *Callianira*, *Lampetia*, *Euchlora* e forme giovani di *Cestus*, *Eucharis* e *Bolina*. Si uccidono, facendole cadere nella miscela cromo-osmica, ove restano da 15 a 60 minuti secondo la loro grandezza; dopo si passano in alcool che gradatamente si porta a 70%.

La *B. ovata* s'indurisce in alcool, facendo entrare nella cavità gastrica dalla bocca un tubo di vetro abbastanza grande, per mantenerla gonfiata; la Beroe si terrà sospesa nel liquido, lasciando nel tubo capovolto la quantità d'aria sufficiente a farlo galleggiare; questa operazione dev' essere fatta con molta cura per non sciupare le serie longitudinali di palettine vibratili. Dopo uno o due giorni che l'animale è stato in alcool a 70%, si toglie via il tubo e l'animale rimane indurito conservando la sua forma.

La *Beroe Forskalii*, che è schiacciata naturalmente, per morire in istato di espansione ha bisogno di essere immersa nella miscela di solfato di rame e sublimato e, appena morta, s'indurisce nel liquido cromo-osmico per almeno un' ora. Per questa specie non è necessaria l'introduzione del tubo.

La *Callianira*, oltre che col metodo già dato, si può anche ben preparare, fissandola in una miscela composta di

acido pirolignoso conc.	1 volume
sublimato conc.	2 »
acido cromico $^1/_2$%	1 »

Cestus Veneris. L'animale si lascia in poc' acqua e rapidamente vi si versa sopra la miscela cromo-acetica Nr. 1 che deve riempire a tre quarti il recipiente: allora l'animale si disporrà a spira, facendolo poggiare con il lato opposto alla bocca sul fondo. Dopo

10 minuti si laverà con acqua dolce e con molta cura si compirà il cambiamento dei differenti alcool. Gli esemplari da prepararsi devono essere in ottime condizioni, altrimenti li si vedrà gonfiare nel liquido fissatore. Nella miscela cromo-osmica si possono fissare anche bene, ma molti esemplari si sciupano e si colorano troppo, mentre che col metodo precedente diventano bianchi e alquanto trasparenti.

Il *Vexillum* si può preparare con i metodi precedenti.

Echinoderma.

Crinoidea. L'*Antedon rosacea* (*Comatula*) s'immerge direttamente in alcool a 70%, mentre l'*A. phalangium* vi si spezzerebbe, e perciò è necessario ucciderlo in quello a 90%.

Le forme larvali pentacrinoidi si narcotizzano con idrato di cloralio all' 1‰, facendovele rimanere da 2—4 ore; indurite dopo nell' alcool, rimangono con le braccia perfettamente distese. Gli stadii molto avanzati si uccidono benissimo con sublimato conc., ove però si lasceranno solo pochi momenti per evitare che la calce dell'animale sia sciolta.

Asteroidea. Per preparare gli Stelleridi con i piedi ambulacrali in istato di distensione, si fanno morire nell' alcool da 20—30%, disponendoli nel recipiente con i solchi ambulacrali in su.

La *Luidia*, munita di piedi ambulacrali molto sviluppati, si capovolge in un cristallizzatore con poc' acqua di mare, e quando quelli sono distesi, vi si versa su la miscela cromo-acetica Nr. 2; immediatamente dopo l'animale si mette nell' alcool debole.

Nella *Brisinga* facilmente si distaccano le braccia; per evitare ciò s'immerga rapidamente in alcool assoluto.

Ho avuto belle preparazioni di *Bipinnaria*, fissandole con la miscela cromo-acetica Nr. 1, oppure con quella cromo-osmica, ma facendovele rimanere pochi minuti. Altre forme larvali si trattano con sublimato conc.

Gli Ophiuroidea si fanno morire in acqua dolce, perchè rimangano distesi e interi; alcune piccole forme (*Amphiura*, *Ophiactis*) si possono fissare direttamente in alcool debole.

L'*Ophiomyxa pentagona*, che ha corpo molle, s'indurisce con acido cromico al ½%. L'*Ophiopsila annulosa*, che si rompe anche nell' acqua dolce, si ucciderà direttamente in alcool assoluto.

Echinoidea. Per preparare i ricci con i piedi ambulacrali distesi, si mettono in poc' acqua di mare e vi si versa su la miscela cromo-acetica Nr. 2; il trasporto in alcool deve farsi subito dopo,

per non dar tempo all' acido di corrodere la calce dell' animale. Se si vuol conservare il riccio a scopo di anatomia o anche solo per la forma, si dovranno praticare due piccoli fori opposti sul dermascheletro, in modo da far uscire tutto il fluido che contiene, e dopo immergerlo nell' alcool, facendo riempire di questo liquido la cavità interna. Nel passare l'animale in alcool più forte si avrà cura di cambiare il liquido anche nell' interno di esso. — Le piccole forme si immergeranno direttamente in alcool a 70% senza forarle.

Se si vogliono conservare a secco echini, dopo averli liberati dell' acqua che contengono, si lasceranno per uno o più giorni in alcool a 70% ordinario e poi si faranno seccare all' aria o al sole.

Holothurioidea. Richiedono più cura degli altri echinodermi, perchè, oltre ad avere il corpo molle e molto contrattile, tutti sono muniti di tentacoli che a contatto dei reattivi contraggono o ritirano dentro al corpo. Oltre a ciò diverse specie, non appena s'immergono nel liquido fissatore, espellono tutti gl' intestini e si sformano completamente, cosa, del resto, che fanno anche nell' acqua di mare, se questa subisce lievi alterazioni.

A tutti questi inconvenienti si rimedia nel modo seguente.

Prima di tutto, come gli altri animali che devono distendersi, si mettono in acqua di mare limpida. Si raccomanda per quelle specie che si fissano in acidi, di farvele restare il tempo strettamente necessario per morire, onde non far distruggere i corpuscoli calcarei cutanei.

I grandi esemplari di *Holothuria* e *Stichopus*, appena hanno i tentacoli boccali in piena distensione, si afferrano, stringendoli con due dita o con una pinzetta un pò al disotto dei tentacoli, si tolgono dall'acqua di mare e se ne immerge tutta la parte anteriore in un recipiente alquanto profondo contenente acido acetico concentrato. Nello stesso tempo un' altra persona deve iniettare dell' alcool a 90% con una siringa, la di cui canula vien introdotta nell' apertura anale dell'animale; si spinga l'alcool senza grande pressione, per non far gonfiare di troppo il corpo; e non appena l'oloturia è morta, s'immerga in alcool a 70%, chiudendone l'orifizio anale con un piccolo tappo di sughero per impedire che con l'uscita del liquido non abbia a sgonfiarsi il corpo. L'iniezione deve ripetersi per ogni rinnovamento successivo dell' alcool.

Per alcune specie, ad esempio l'*H. Poli*, le operazioni si devono fare con molta cautela, perchè la pelle si stacca facilmente.

L'*H. impatiens*, che ha il corpo sottile ed allungato, si afferra stringendola per il collo, onde non far contrarre i tentacoli, e per

l'estremo posteriore, onde non far contrarre il corpo, ed in questa maniera tutto l'animale s'immerge in acido acetico concentrato; quando è morto si trasporta subito in alcool senza bisogno d'iniezione.

Thyone, *Thyonidium*, *Phyllophorus*. Si stringono senza gran forza per il collo e s'immergono in acido acetico con tutto il corpo, e immediatamente dopo fissati si trasportano in alcool debole.

Se gl' individui sono molto piccoli, la pressione sul collo si fa col mezzo di una pinzetta invece che con le dita.

La *Cucumaria Planci* si prepara come le grandi Oloturie, solamente l'iniezione di alcool si fa dalla bocca, avendo lo scopo di far restare gonfi i tentacoli, e non è necessaria la chiusura con il tappo. Le altre specie di *C.* si uccidono nella stessa maniera; le piccole forme non hanno bisogno d'iniezione.

Le grandi *Synapta*, la di cui preparazione è molto difficile per la loro tendenza a spezzarsi, si fissano immergendole in un tubo con acqua di mare ed etere a parti uguali: ivi muoiono completamente distese; si lavano poco dopo in acqua dolce e, passandole in alcool, si avrà cura di farlo gradatamente, per non causare contrazioni. All'etere si può sostituire il cloroformio.

L'indurimento può anche farsi, mescolando all' acqua dolce, allorchè si lavano, 2 o 3 centimetri cubici di acido cromico all' 1%, e dopo pochi secondi si passano in alcool debole.

Con questo metodo ho fissato la rara *Molpadia musculus* e la piccola *Chirodota venusta*.

L'*Auricularia* si uccide bene nel miscuglio di solfato di rame e sublimato o in sublimato solo.

Enteropneusta.

Il *Balanoglossus* si fissa bene col liquido di Kleinenberg o in acido cromico al $^1/_2$%. Narcotizzandolo in acqua di mare alcoolizzata si hanno esemplari molto bene distesi e dritti. La *Tornaria* si uccide con la miscela di solfato di rame e sublimato, e riesce ben conservata anche con il sublimato conc. e con la miscela cromo-osmica.

Vermes.

I Cestodi si fissano con sublimato conc. freddo, i Trematodi con lo stesso, ma caldo. Se se ne vogliono avere preparati schiacciati, onde montarli per il microscopio, si devono mettere fra due lamine di vetro che si comprimono legandole insieme, oppure mettendole in un cristallizzatore sotto leggeri pesi. Quando gli ani-

mali saranno abbastanza schiacciati tra i vetri messi sul fondo del cristallizzatore con poc' acqua di mare, si uccidono, versandovi su del sublimato conc. bollente, lasciandoveli dentro, finchè non dànno più segni di contrazioni; poi, togliendo le lamine si lasciano fissare bene i vermi nel sublimato conc. freddo, poichè il sublimato bollente, non penetrando bene fra le due lamine, fissa solamente le parti periferiche di essi.

In questo modo ho avuto preparati ben distesi e appiattiti di *Tristomum*, *Acanthocotyle*, *Distomum*, *Calicotyle* e di molti altri Distomi e Polistomi.

Rhabdocoela e Dendrocoela. Non appena ben distesi in poc' acqua, si uccidono con sublimato conc. bollente, e immediatamente dopo si versano in un recipiente più grande, contenente acqua dolce, onde raffreddare il liquido e gli animali; da questa miscela si trasportano in acqua dolce e dopo alcuni minuti in alcool. Per alcuni Policladidi (*Eurylepta*, *Pseudoceros*) è necessario che il sublimato sia poco riscaldato, altrimenti il loro corpo si spappola.

Le larve di Müller si uccidono anche bene con il sublimato conc. freddo o bollente.

Nemertini. Molta difficoltà ho incontrato per la preparazione di questi vermi che, non appena si trovano in condizioni ambienti cattive, si contraggono molto espellendo furiosamente la loro proboscide, e riducendosi talvolta in pezzi. Per qualche tempo riuscivo a narcotizzare diverse specie, aggiungendo, a poco a poco, all' acqua di mare dove erano, dell' alcool che, mescolandosi, agiva lentamente e uccideva gli animali; quest' operazione richiedeva molta attenzione e spesso anche, dopo che il verme non dava più segni di vita, trasportato nel liquido fissatore si contraeva e si sformava. Per i grandi esemplari di *Cerebratulus marginatus* che non ne volevano sapere di morire interi col metodo citato, usavo immergerli rapidamente in una miscela fatta di liquido di Müller (7 parti) e acido muriatico conc. (1 parte), dove rimanevano alcuni minuti, e sebbene non appena nel liquido cacciassero fuori la proboscide, non si spezzavano.

Finalmente dopo reiterati esperimenti riuscii (Giugno 1884) a narcotizzare i Nemertini con una soluzione di idrato di cloralio in acqua di mare[1] all $1^{00}/_{00}$, dove devono rimanere da 6 a 12 ore, e

[1] Qualche tempo dopo il Dr. A. Foettinger in una nota (Renseignements techniques. in: Arch. Biol. Tome 6 1885 pag. 115), dove parla dell' uso del-

s'induriscono dopo nell' alcool in cassette di zinco allungate, con fondo di cera. Gli animali narcotizzati per un tempo non troppo lungo, posti di nuovo in acqua di mare, dopo poco ripigliano i movimenti e ritornano in piena vitalità.

Con questo metodo ho potuto ottenere buone preparazioni dei generi *Carinella*, *Cerebratulus*, *Drepanophorus*, *Nemertes*, *Polia* ecc. in perfetto stato di distensione e con la proboscide a posto; per i generi più resistenti (*Langia*, *Amphiporus* e anche *Drepanophorus*), dopo narcotizzati nella soluzione ad $1^{00}/_{00}$, sarà bene passarli per alcune ore in quella a $2^{00}/_{00}$ prima di ucciderli.

La forma larvale *Pilidium* si uccide o con la miscela di solfato di rame e sublimato o con sublimato concentrato.

I Nematodi liberi e parassiti li ho uccisi sempre con sublimato conc. o con il liquido di Kleinenberg.

Chaetognatha. Si fissano molto bene nella miscela di solfato di rame e sublimato, e in quella cromo-osmica.

Gephyrea. I *Sipunculus* si uccidono con acido cromico al $^1/_2\,^0/_0$ o anche più debole, dove la maggior parte di essi muore con la tromba distesa; narcotizzati con idrato di cloralio all' $1^{00}/_{00}$ in acqua di mare talvolta pure muoiono distesi; ma succede sempre con ambedue i metodi, o che una porzione degli animali rimangono contratti, o che in alcuni durante l'agonia si rompe la pelle nella parte anteriore con fuoriuscita di tutto il liquido periviscerale, cosicchè il corpo si sforma in parte.

I *Phascolosoma* riescono bene in acqua di mare alcoolizzata, lasciandoveli finchè muoiono (3 a 6 ore).

Il *Phoronis* si lascia un paio d'ore nell' acqua di mare alcoolizzata, dopo si uccide con sublimato conc. bollente.

Per uccidere le grandi *Bonellia* si aspetta, finchè esse abbiano bene distesa la proboscide, e allora si afferra il corpo dell' animale con una mano e l'estremità della proboscide con una pinzetta onde tenerla distesa, e rapidamente s'immerge il tutto in una vaschetta allungata a fondo di cera contenente del liquido di Kleinenberg, e, tenendo l'animale sempre disteso, per impedire la contrazione, si aspetta, finchè muore: allora si lascia ancora per un' ora nel

l'idrato di cloralio per la narcotizzazione di alcuni animali marini, consigliò di far cadere dei cristalli in fondo al bicchiere in cui sono contenuti. Ma, come giustamente osservasi a pag. 425 del »Traité des méthodes techniques de l'Anatomie microscopique« par Lee & Henneguy, questo metodo applicato ai nemertini non dà buoni risultati, giacchè gli animali cacciano fuori la proboscide.

liquido prima di passarlo in alcool. — Le piccole *B.* si narcotizzano con acqua di mare alcoolizzata e si fissano in alcool debole. — I maschi pigmei di questi Gefirei si fissano benissimo col sublimato caldo.

Le larve pelagiche di *Echiurus* si fissano bene, lasciandole alcuni minuti nella miscela di solfato di rame e sublimato.

Hirudinei. Le *Pontobdella* ed i *Branchellion* si uccidono in acido cromico al $^1/_2$ %. Il sublimato conc. caldo mi ha dato buoni risultati nella preparazione di un nuovo genere che sarà descritto tra poco da S. Apathy sotto il nome di *Pseudobranchellion* e che fu trovato sulla *Thalassochelys corticata*. Un metodo usato dall'Apathy per fissare gl' irudinei è quello di distenderli nel liquido fissatore in una vaschetta a fondo di cera per mezzo di due spilli che s'infiggono alle estremità del verme.

Chaetopoda. Molti di essi, allorchè s'immergono in un liquido fissatore troppo energico, si contraggono immensamente, si contorcono e molti si spezzano, dando così una cattiva idea della loro forma naturale. Ho rimediato dapprima a questo inconveniente col versare a poco a poco sopra la superficie dell' acqua di mare, contenuta in un cristallizzatore, uno strato di una miscela fatta di glicerina (1 parte), alcool a 70% (2 parti) e acqua di mare (2 parti). Gradatamente questo strato si mescolava all' acqua di mare e gli animali dopo alcune ore erano narcotizzati, tanto da lasciarsi distendere nell'alcool più forte, ove rimanevano perfettamente dritti ed il più delle volte con la proboscide estesa.

L'esperienza mi ha dimostrato che l'alcool da solo basta allo scopo, perciò adesso, invece della miscela predetta, uso mescolare all' acqua di mare il 5% di alcool assoluto e ivi immergo le forme da uccidere, lasciandovele finchè perdono i movimenti, il che accade dopo un tempo che varia per le diverse specie (2—12 ore). È bene che gli animali non muoiano completamente nell' acqua di mare. L'indurimento si fa in alcool a 70% nelle cassette allungate, a fondo di cera, raddrizzandoli, quando è necessario, con l'aiuto di spilli; si lasciano nelle cassette un paio d'ore, dopo di che si mettono in tubi, facendoli rimanere in posizione orizzontale per uno a due giorni; e poi, l'alcool a 70% non penetrando bene nell' animale, per impedirne la macerazione bisogna definitivamente conservarli in alcool a 90%. Per le specie più grandi è utile sospenderle nel tubo con un filo ad un piccolo galleggiante.

Col metodo sopraddetto si preparano bene gli anellidi apparte-

nenti alle seguenti famiglie: Polygordiides, Opheliadae, Capitellidae, Telethusidae, Maldanidae, Ariciidae, Cirratulidae, Spionidae, Terebellidae con eccezione dei generi *Polymnia* e *Lanice*, che si uccidono con la miscela di sublimato e acido cromico; delle Aphroditidae: alcune Polynoinae e tutte le Sigalioninae; le Amphinomidae che si possono anche fissare bene in sublimato conc.; delle Eunicidae: le Staurocephalinae, le Lysaretinae, e Lumbriconereinae. Nella stessa maniera tutte le Nereidae, Glyceridae, Syllidae, Hesionidae e Phyllodocidae.

Anche della famiglia delle Chlorhaemidae i generi *Stylarioides* e *Trophonia* si narcotizzano con acqua di mare alcoolizzata; il *Siphonostomum diplochaitos* della stessa famiglia si uccide in una soluzione di idrato di cloralio al 5%, indurendolo dopo con acido cromico all' 1%. Questo animale, trattato con i liquidi ordinari, si spezza con la massima facilità.

Le Hermionidae s'immergono direttamente in alcool a 70%, avendo cura di non farli morire curvati.

Le Chaetopteridae, Sternaspidae, i grandi *Spirographis* e le grandi Serpulinae del genere *Protula* (questi due ultimi si fanno uscire prima con molta cura dal loro tubo) si uccidono in acido cromico all' 1%, lasciandoveli almeno una mezz' ora; dopo averli ben lavati si passano in alcool a 70% e poi in quello a 90%.

Col sublimato conc. freddo, facendoveli rimanere non più di 15 minuti, si uccidono i seguenti anellidi: tutte le Amphictenidae, le Hermellidae, le Serpulidae, alcune delle quali si lasciano prima alcune ore in una soluzione di idrato di cloralio all' 1‰, onde farle uscire in parte o interamente dai loro tubi; delle Aphroditidae. alcune Polynoinae, il *Polyodontes maxillosus*; delle Eunicidae: tutto il gruppo delle Eunicinae. Alcune di queste, come la *Diopatra*, si fissano bene, narcotizzandole in acqua di mare alcoolizzata.

Le Alciopidae si preparano molto bene, facendole morire nella miscela di solfato di rame e sublimato e lasciandovele al massimo 5 minuti; si abbia cura di lavarle bene in acqua dolce prima di passarle in alcool.

Le Tomopteridae si conservano col metodo precedente o col sublimato conc. freddo.

Crustacea.

I Cladoceri marini (*Podon*, *Evadne*) si uccidono con sublimato conc., o con alcune gocce di acido osmico all' 1% nell' acqua di mare ove sono, finchè diventano leggermente bruni.

Gli Ostracodi direttamente in alcool a 70 %.

Copepoda. I Cop. liberi si fanno morire in una soluzione di sublimato conc. in acqua di mare e vi si lasciano da 5—10 minuti; i parassiti o nel sublimato conc., come i liberi, o direttamente in alcool debole.

Cirripedia. Per preparare *Lepas*, *Conchoderma* ecc. con i cirri distesi, si fanno morire nell' alcool a 35 %, e se in alcune specie si contraggono, è facile tirarli fuori con una pinzetta.

I *Balanus* ecc. s'immergono direttamente in alcool a 70 %, avendo cura di cambiar bene il liquido.

I Rhizocephala (*Sacculina*, *Peltogaster* ecc.) si lasciano per 15 minuti in una miscela di alcool a 90 % e sublimato conc., a parti eguali, dopo si passano in alcool a 70 %.

Amphipoda. Tutti i Laemodipodi, Crevettini ed Iperini si preparano direttamente in alcool a 70 %. Le forme trasparenti dell'ultima divisione (*Phronima* ecc.) in sublimato conc.

Isopoda. In alcool a 70 % direttamente, ad eccezione dei Bopiridi ed Entoniscidi, i quali si mettono nella miscela di alcool a 90 % e sublimato conc. a parti uguali (come i Rhizocephala) oppure in sublimato concentrato.

Cumacea, Stomatopoda: in alcool direttamente. Le larve trasparenti degli Stomatopodi in sublimato conc. per pochi minuti.

Schizopoda: in alcool direttamente o in sublimato conc.

Per evitare che si stacchino le appendici, nei Decapoda, questi si fanno morire in acqua dolce prima di trasportarli in alcool, lasciandoveli però solamente il tempo necessario, altrimenti si gonfieranno le appendici membraniformi.

Per i Paguridi si abbia cura di cambiar bene l'alcool e di conservarli definitivamente in alcool a 90 %, giacchè essi hanno l'addome rivestito di una pelle poco permeabile.

Le larve dei Decapodi (Zoea, Phyllosoma ecc.) si fissano o nel sublimato conc., o con alcune gocce di acido osmico all' 1 % nell'acqua di mare, ove esse si trovano.

Pantopoda.

Si uccidono in acido cromico al $^1/_2$ % per farli rimanere con le gambe distese. Siccome sono quasi sempre coverti di corpi estranei, è necessario lasciarli vivi per alcuni giorni in bicchieri con acqua di mare fresca, affinchè se ne spoglino.

Mollusca.

Per preparare i Lamellibranchi con le valve aperte, si narcotizzano in acqua di mare alcoolizzata, dove rimarranno da 6—12 ore e anche più, secondo le diverse specie. I sifoniati devono trasportarsi in alcool solamente dopo essere stati ben narcotizzati, altrimenti i sifoni si contraggono. Per maggior precauzione sarà bene mettere dei pezzettini di legno tra le due valve, per impedirne il ravvicinamento.

La *Lima*, che ha una quantità di tentacoli ai margini del mantello, i quali cadono col metodo dell' acqua alcoolizzata, si ucciderà con acido cromico ad $^1/_4\%$.

Scaphopoda. I *Dentalium* si narcotizzano con idrato di cloralio al $2^{00}/_{00}$. lasciandoveli dentro da 12—24 ore e più, e passandoli dopo in alcool a 70 %.

Gastropoda Prosobranchia. I Placophora e le famiglie Patellidae, Fissurellidae, Haliotidae si preparano distese con l'acqua di mare alcoolizzata.

Per evitare che i Prosobranchi a conchiglia spirale, i quali si sono fatti distendere in acqua di mare alcoolizzata, nel passare in alcool a 70 % si ritirino di nuovo completamente nella conchiglia, è mestieri, quando sono in parte narcotizzati nell' acqua di mare alcoolizzata, mantenerli nella massima distensione possibile, legando il lembo interno dell' opercolo alla conchiglia.

La *Natica Josephinia* si può fissare in completa distensione, aggiungendo a poco a poco all' acqua di mare dell' alcool a 70%, finchè non reagisca più allo stimolo, il che succede su per giù dopo 2 o 3 giorni; indi si uccidono, versandovi sopra rapidamente dell' acido acetico conc., e si trasportano subito dopo in alcool debole. Se si vuol essere sicuri di ottenere almeno alcuni individui ben preparati, bisogna provare con più esemplari, perchè sempre alcuni ne rimangono più o meno contratti.

La *Natica millepunctata* ed *hebrea*, preparate con il metodo precedente, restano perfettamente contratte; invece ho avuto buoni risultati, lasciandole per alcuni giorni nella miscela di acqua di mare e acqua dolce a parti uguali e fissandole dopo coll' acido acetico.

Con la stessa miscela ho preparato con l'animale bene disteso diverse specie di *Nassa*, *Columbella*, *Conus* e *Trochus*.

Heteropoda. Le Atlantidae si narcotizzano con acqua di mare alcoolizzata, lasciandovele da 6 a 12 ore: indi direttamente in alcool.

Le Pterotracheidae si uccidono, immergendole nella miscela cromo-acetica Nr. 1 per 10—30 minuti, secondo la loro grandezza, lavandole dopo in acqua dolce e passandole gradatamente nei diversi alcool. Questi animali si preparano bene anche con la miscela cromo-osmica, ed i piccoli esemplari di *Carinaria* benissimo con la miscela di solfato di rame e sublimato; le grandi specie si sospendono nel recipiente definitivo, legando un filo attorno all' estremità della proboscide.

Opistobranchia. I Bullidi si narcotizzano lentamente nella miscela di acqua dolce e acqua di mare a parti uguali, ove rimangono finchè non reagiscano più allo stimolo; si uccidono finalmente con acido acetico conc. e si trasportano immediatamente dopo in alcool.

Il *Gastropteron Meckelii* si fissa bene nel liquido di Kleinenberg, conservando alquanto bene il colore naturale rosso, che va via con i liquidi ordinarii.

Il *Doridium* e lo *Scaphander* si narcotizzano in acqua di mare alcoolizzata, si uccidono coll' acido acetico conc. e si trasportano subito dopo in alcool.

La *Philine* si lascia in poc' acqua di mare e, quando è ben distesa, si uccide, versandovi su bruscamente dell' acido acetic. conc. o dell' acido pirolignoso concentrato.

La *Pleurophyllidia* si narcotizza con acqua di mare alcoolizzata e dopo si uccide coll' acido acetic. concentrato.

L'*Aplysia limacina* e *punctata* si fissano in acido cromico all' 1%, dove rimangono da 15 a 60 minuti, secondo la grandezza dell' animale. L'*A. depilans* si lascia per 12 ore in idrato di cloralio all' $1\%_{00}$ e dopo si fissa come le specie precedenti.

La *Pleurobranchea Meckelii* si prepara nell' acido cromico all' 1% e vi si lascia quasi un'ora.

I *Pleurobranchus Meckelii* e *testudinarius* si uccidono in acido cromico al 5% e, appena morti, si trasportano in quello all' 1%, ove restano da 15 a 60 minuti, secondo la loro grandezza. I piccoli esemplari si possono anche preparare bene con l'idrato di cloralio all' $1\%_{00}$, fissandoli dopo con acido cromico all' 1%.

L'*Umbrella* si uccide lentamente nell' acqua di mare alcoolizzata, passandola dopo in alcool debole.

Le Elysiidae ed Aeolidiidae si lasciano distendere in poc' acqua e dopo si uccidono, versandovi su rapidamente dell' acido acetico

conc. in volume doppio o eguale a quello dell' acqua di mare, e passandole, non appena morte, in alcool debole.

La *Phyllirrhoe bucephalum* si fissa nella miscela cromo-osmica per pochi minuti o in quella cromo-acetica Nr. 1.

Doris, *Chromodoris* ecc. Le forme più grosse di questi animali si narcotizzano, aggiungendo all' acqua a poco a poco dell' alcool a 70 % e quando, toccando le appendici branchiali del dorso, esse non si contraggono, allora è tempo di ucciderle con acido acetico conc. o con sublimato conc. bollente. Per le piccole forme basta talvolta l'uccisione rapida.

Le *Triopa*, *Idalia* e *Polycera* si fissano bene con l'acido acetico conc. come le Elysiidae.

I grandi esemplari di *Tritonia* s'immergono in acqua dolce, aggiungendovi alcune gocce di acido acetico, finchè muoiono, indi s'induriscono in acido cromico al $^1/_2$ %. Con questo metodo restano molto ben distesi e la forma non subisce alcuna alterazione. — La *Marionia* si narcotizza in acqua di mare alcoolizzata e si uccide con l'acido acetico.

Per preparare la *Tethys* con le appendici dorsali a posto, si lascia ben distendere in un recipiente basso e largo nella minor quantità di acqua possibile, ma sufficiente a covrire l'animale; indi si uccide, versandovi su dell' acido acetico conc. in quantità almeno eguale a quella dell' acqua di mare, e poco dopo l'animale muore in uno stato di leggiera contrazione. Allora, per mezzo di un sifone, si toglie il liquido e vi si sostituisce dell' acido cromico all' 1 %; ivi cautamente si cerca di dare all' animale la sua forma primitiva, stirando il piede che si fa poggiare sul fondo levigato del recipiente, ed il lobo cefalico che facilmente resta accartocciato. In questa maniera s'indurisce e dopo una mezz' ora con un sifone si sostituisce all' acido cromico l'alcool debole. È necessario che l'animale si sospenda nel recipiente definitivo.

Pteropoda. Le Hyaleidae si dispongono in poc' acqua e, quando gli animali hanno bene distese le due alette, vi si versa su del sublimato conc. e dopo un paio di minuti si lavano. La *Creseis acicula* si prepara bene, uccidendola con l'acqua di mare alcoolizzata.

Le Cymbuliidae si fissano molto bene nel liquido di Perenyi[1], lasciandovele dentro un 15 minuti, e passandole poi in alcool a 50 %;

---

[1] 4 volumi di acido nitrico al 10 %,
3 » » » cromico al $^1/_2$ %, e
3 » » alcool a 90 %.

se si preparano con la miscela cromo-osmica. la loro forma si fisserà perfettamente, ma perderanno in parte la trasparenza.

I Gymnosomata si lasciano in idrato di cloralio all' 1 % da 6—12 ore e dopo si uccidono rapidamente coll' acido acetico o col sublimato. Spesso ho ottenuti buone preparazioni della *Cliopsis*, facendola morire in acido cromico ad $^1/_4$ %.

Cephalopoda. Le preparazioni riescono molto meglio, quando gli animali s'immergono viventi nei liquidi: quelli già morti da qualche tempo e che sono restati all' asciutto, si lasceranno un' oretta in acqua di mare, ove ripigliano alquanto la loro forma, e dopo il meglio sarà di fissarli in acido cromico all' 1 %, lasciandoveli da 15 a 60 minuti, secondo la loro grandezza.

I piccoli Octopodi si lasciano narcotizzare in idrato di cloralio al 2 % e dopo s'immergono direttamente in alcool, ove talvolta si contraggono, nascondendo il corpo tra le braccia, ma dopo che sono morti, è facile ridare ad essi la forma naturale.

Gli animali più grossi (dalla lunghezza di 15 cm. in poi) si fissano in acido cromico all' 1 %, ove rimarranno mezz' ora e, se molto grandi, anche più di due ore; dopo si lavano in acqua dolce e quindi si passano in alcool a 70 % che si avrà cura di rinnovare parecchie volte.

L'*Ocythoe catenulata* (*Philonexis*) ♀ di qualunque grandezza si può immergere direttamente in alcool a 70 %, distendendone le braccia. Lo *Scaeurgus tetracirrhus* (*Octopus*) si fa morire nella miscela di alcool e acido cromico e dopo 20 minuti si può trasportare in alcool.

I Decapodi si possono fissare direttamente in alcool a 70 %, avendo cura, non appena sono morti, di tirare le due braccia tentacolari che generalmente si contraggono. Le piccole specie sarà bene prima narcotizzarle o in idrato di cloralio al 2 % oppure in acqua di mare alcoolizzata, e poi immergerle direttamente in alcool.

Per far meglio penetrare l'alcool negl' intestini dei grandissimi esemplari, si fa un sottile taglio nella parte ventrale del corpo.

Le forme pelagiche trasparenti (*Loligopsis*, *Verania*) s'immergono direttamente nel liquido di Kleinenberg e dopo un' ora si trasportano in alcool debole. Le uova, che formano grappoli o piccoli gruppetti e che sono munite ognuno di un involucro proprio, si fissano in acido cromico al $^1/_2$ % e dopo un' ora in alcool debole che si porta gradatamente a 70 %. Quelle contenute in

una sostanza gelatinosa comune, dopo la fissazione con acido cromico al $^1/_2\%$, si passano in alcool a 50%, dove si terranno definitivamente.

Bryozoa.

I generi *Pedicellina* e *Loxosoma* si lasciano per un' ora in idrato di cloralio all' $1^{00}/_{00}$ e poi si uccidono con sublimato conc. freddo o caldo, lavandoli immediatamente dopo.

Alcune specie di *Bugula* (*purpurotincta*, *turbinata*), dopo che gli animali si sono bene distesi in poc' acqua di mare, si uccidono rapidamente con sublimato caldo.

Aggiungendo dell' alcool a 70% lentamente alla superficie dell'acqua in cui sono, ho potuto ottenere in istato di completa distensione le *Flustra*, *Cellepora*, *Crisia*, *Bugula* e *Zoobotrium*; le altre specie si possono uccidere con gli animali più o meno fuori delle cellette in soluzioni deboli di idrato di cloralio, oppure in acqua di mare alcoolizzata, ma generalmente la buona riuscita dipende dall' abilità del preparatore.

Brachiopoda.

Si narcotizzano lasciandoli in acqua di mare alcoolizzata alcune ore e, prima di trasportarli in alcool, si mette tra le valve un piccolo pezzetto di legno, per evitare che si chiudano. I piccoli s'immergono direttamente in alcool a 70%.

Tunicata.

Le Appendicularie si fissano lasciandole per cinque minuti nella miscela cromo-osmica.

Ascidiae simplices. Per fissare la *Clavellina* e la *Perophora* in modo che gli orificii rimangano aperti, si lasciano prima distendere bene in acqua di mare corrente e poi si immergono nella soluzione di idrato di cloralio all' $1^{00}/_{00}$, dove si lasciano da 6—12 ore; indi si uccidono con la miscela cromo-acetica Nr. 2 e immediatamente dopo si trasportano nell' acido cromico all' 1% di cui si fa un' iniezione dalla bocca di ogni singolo individuo. Dopo una mezz' ora si passano in alcool a 35%, ripetendo l'iniezione con questo liquido, e finalmente in alcool a 70%.

L'*Ascidia* (*Phallusia*) si lascia da 3—6 ore in idrato di cloralio all'$1^{00}/_{00}$, e dopo si indurisce in acido cromico all' 1% lasciandovela $^1/_2$ ora.

La *Ciona intestinalis* si uccide lentamente, facendo cadere nell'acqua di mare, dove è distesa, poche gocce di miscela cromo-ace-

tica Nr. 2; quando l'animale è morto, il che accade dopo circa mezz' ora[1], si prende per l'orificio anteriore, onde evitare che si vuoti dell' acqua che contiene, e si trasporta nell' acido cromico all' 1%. iniettandone con una pipetta nell' interno dell' animale; e nella stessa maniera si trasporterà poi in alcool debole.

Alcune ascidie (*Ascidia* e *Rhopalea*) si possono uccidere con gli orificii aperti nella seguente maniera: si mettono in un bicchiere piuttosto alto, riempito con acqua di mare in guisa che la superficie di questa stia almeno 4—5 cm. al di sopra degli animali, e vi si versa lentamente a gocce dell' acido cromico all' 1% in maniera da formare un leggiero strato alla superficie dell' acqua; a poco a poco l'acido cromico si spande in tutta l'acqua, uccidendo gli animali dopo un tempo che varia da 12—24 ore. Prima dell' indurimento in acido cromico all' 1%, è bene assicurarsi che l'ascidiasia morta, e se non lo è, si aggiungerà di nuovo una piccola quantità di acido cromico.

Per *Molgula*, *Polycarpa*, *Rhopalea* e *Chevreulius* (*Rhodosoma*), è necessario lasciarle 12 ore in idrato di cloralio all' 1‰, ucciderle poi con la miscela cromo-acetica Nr. 2 ed indurirle subito dopo coll'acido cromico all' 1%, per poco tempo.

Cynthia e *Styela* si narcotizzano in idrato di cloralio al 2‰ per 24 ore e dopo si trattano come le specie precedenti. Talvolta la *C. papillosa*, immersa nell' idrato di cloralio al 2‰, contrae molto il corpo: sarà bene allora rimetterla in acqua di mare corrente e riprovare la preparazione con l'idrato di cloralio all' 1‰.

Ascidiae compositae. Le forme gelatinose, ad esempio Botryllidae, *Polycyclus*, *Circinalium* e *Fragarium*, si lasciano per un paio d'ore in idrato di cloralio all' 1‰ e si uccidono, versando sulle colonie del sublimato conc. caldo; immediatamente dopo si passano in acido cromico al ½%, dove rimangono una mezz' ora.

La *Distaplia*, dopo narcotizzata col cloralio, si uccide con la miscela cromo-acetica Nr. 2, trasportandola poi direttamente in alcool debole.

La *Diazona violacea* dovrà rimanere 12 ore in idrato di cloralio al 2‰ e dopo l'uccisione e l'indurimento si tratta come le Botryllidae, con la differenza che si deve iniettare il liquido con una pipetta nei singoli animali.

[1] Il Dr. A. Garbini nel suo »Manuale per il microscopista«, a pag. 372, dice che, per uccidere le ascidie (con questo metodo visto da lui nella Stazione Zoologica), ci vogliono 4—5 giorni!

I *Leptoclinum* ed altre forme di una certa consistenza dal cloralio si passano direttamente in alcool.

Il *Pyrosoma* s'immerge, sospendendolo ad un filo, in alcool cloridrico contenuto in un recipiente cilindrico; dopo un quarto d'ora si trasporta in alcool a 60% e successivamente nell' alcool più forte. Accade spesso che, al principio, nella colonia si formano una quantità di bollicine d'aria che andranno via dopo qualche tempo che l'animale è già definitivamente conservato.

Le Salpidae comprendono animali di consistenza molto varia, dalla mucosa alla cartilaginea; e certe specie, allorchè sono giovani, sono consistenti, quando sono adulte diventano floscie e di difficile preparazione.

Talvolta le Salpe, quando sono immerse nel liquido fissatore, si contraggono moltissimo, chiudono gli orificii ed in questa posizione muoiono. Ciò si evita, introducendo una bacchettina di vetro per uno degli orificii e così, penetrandovi il liquido, l'animale riprende la forma naturale.

a) Le specie a corpo duro (*Salpa bicaudata* solitaria giovane, *S. Tilesii* catenata e solitaria, *S. zonaria* catenata e solitaria) s'immergono in una miscela di acqua dolce (100 c. c.) e acido acetico conc. (10 c. c.), ove si lasceranno per 15 minuti. Dopo si lavano in acqua dolce per 10 minuti e poi si passano gradatamente in alcool, ove è necessario che le specie più grosse si sospendano per mezzo di uno spillo piegato legato ad un filo e che si conficca nello spessore della massa gelatinosa che è intorno al nucleo intestinale. In questa maniera gli animali restano assai trasparenti, formandosi nei tessuti una quantità di cristalli dei sali marini molto minore che con gli altri liquidi.

b) Le forme semidure (giovani catene e forme solitarie di *S. maxima* e *pinnata*, giovani catene di *S. bicaudata*, ambedue le forme adulte di *S. fusiformis* e *democratica-mucronata*) si fissano nella miscela cromo-acetica Nr. 1 per 10 minuti, passandole dopo direttamente in alcool debole.

c) Le forme molli (grandi esemplari catenati di *S. bicaudata* e *punctata*, di ambedue le forme di *S. maxima* e di *S. pinnata* e *virgola*) s'immergono nella miscela cromo-osmica da 15 a 60 minuti, secondo la loro grandezza, indi si lavano in acqua dolce e si passano in alcool debole.

Gli esemplari molto grandi della *S. maxima*, quando son messi in alcool debole, si schiacciano per il peso del proprio corpo: ho

potuto ovviare a questo inconveniente, o iniettando nella cavità dell'animale alcune bolle d'aria, oppure facendo entrare in detta cavità un sottile tubo di vetro chiuso alle due estremità e che contiene aria. Ciò finchè l'animale non sia perfettamente indurito.

Il Prof. Todaro, per conservare le Salpe a scopo di studii istologici, le immerge direttamente nel liquido di Kleinenberg, ove restano due ore, e poi le trasporta in alcool: in questa maniera però, salvo le specie dure, perdono completamente la loro forma.

Si può iniettare facilmente nelle salpe viventi il sistema circolatorio con blu di Prussia solubile, mettendo la punta di una siringa a cannula sottile nel cuore e operando con leggerissima pressione; dopo ciò gli animali possono essere trattati con i metodi già detti e il colore rimane benissimo, allorchè si passano in alcool.

I Doliolidi danno belle preparazioni, facendoli morire nella miscela di solfato di rame e sublimato: dopo un paio di minuti si lavano bene con acqua dolce e gradatamente si trasportano in alcool a 70%. Con sublimato conc. e con la miscela cromo-osmica si fissano anche molto bene.

Pesci.

In generale non presentano difficoltà per la loro preparazione. Possibilmente si devono immergere viventi nel liquido fissatore, perchè solamente allora conservano bene la forma del corpo e le pinne in completa distensione, mentre che quelli morti da qualche tempo e che sono rimasti a secco, avendo già perduta molt' acqua, hanno le pinne contratte e disseccate e, messi in alcool, si contraggono ancora di più.

Per preparare gli *Amphioxus* con i cirri boccali distesi, si lasciano morire in acqua di mare alcoolizzata al 10% e dopo la morte, che ordinariamente avviene in pochi minuti, si trasportano in alcool a 50% che a poco a poco si porta a 70%. Anche col liquido di Müller[1] si raggiunge lo scopo, ma gli animali rimangono colorati e talvolta si formano dei rigonfiamenti ai lati del corpo.

Cyclostomi, Selaci e Ganoidi. Gli esemplari piccoli s'immergono direttamente in alcool a 70%; per le forme più grosse, in cui l'alcool difficilmente può penetrare negl' intestini, è necessario fare un' incisione nel ventre. Basta anche l'iniezione di alcool a

[1] Bicromato di potassio grammi 2, solfato di sodio grammo 1, acqua distillata grammi 100.

90% dall' ano, ripetuta ad intervalli e ad ogni rinnovamento di alcool.

Alcune specie di consistenza molle, come la *Torpedo*, si fissano meglio, lasciandole una mezz' ora in acido cromico all' 1 %.

Gli embrioni di Selaci (da 1—10 cm. di lunghezza) si fissano in sublimato conc., ove si lasciano da 5—15 minuti, avendo cura di lavarli bene poi con l'alcool iodato. Così preparati si prestano anche molto bene per ricerche istologiche. Ho conservato assai bene embrioni di *Torpedo* con tutta la massa vitellina, mettendoli in un miscuglio di acido cromico all' 1% e sublimato conc. a parti uguali per 15 minuti e passandoli dopo in alcool debole.

Gli embrioni più grandi (oltre i 10 cm. di lunghezza), se servono per lo studio istologico, si possono preparare come i piccoli; se invece se ne vuol fissare bene la forma, si lasceranno per un' ora circa in acido cromico all' 1%, lavandoli in acqua dolce prima di passarli in alcool.

Se si vogliono conservare per alcuni mesi grandi Selaci, per prepararne dopo lo scheletro, oppure solamente la pelle, se ne dovranno estrarre gl'intestini, aprendo il ventre, ed immergerli in una soluzione di cloruro di sodio al 10%.

I Teleostei si trattano come i Selaci, ma l'alcool penetrandovi ancora più difficilmente, è necessario, specialmente per le forme grosse, di iniettare e rinnovare più spesso il liquido.

I Teleostei a pelle argentea (*Trachypterus*) si fissano in sublimato conc. per alcuni minuti; le forme larvali trasparenti o direttamente in alcool debole o in sublimato concentrato.

Le uova fecondate trasparenti si possono conservare a scopo di dimostrazione, lasciandole per alcuni minuti in alcool cloridrico e passandole poi in alcool puro.

Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken.

Von

Dr. H. Ambronn,

a. o. Professor der Botanik in Leipzig.

Das Vorkommen von Cellulose im Thierreiche ist zuerst von C. Schmidt für die Tunicaten nachgewiesen worden. In anderen Thiergruppen hat man bislang, trotz mancher Bemühungen, die charakteristischen Cellulosereactionen nicht beobachten können.

Gelegentlich einer kleinen Untersuchung, welche ich über den Metallglanz der Sapphirinen anstellte, bemerkte ich zu meiner Verwunderung, dass die Chitinhülle der Thiere auf ihrer ganzen Flächenausdehnung durch Chlorzinkjodlösung eine intensiv violette Färbung annahm.

Die Färbung zeigte alle charakteristischen Eigenschaften der Cellulose-Reaction bei den Pflanzen, sie verschwand, nachdem die Präparate einige Zeit im Wasser gelegen hatten, und die gefärbten Partien bekamen sämmtlich in Folge ihrer Doppelbrechung denselben starken Pleochroismus, den ich früher an den auf gleiche Art gefärbten Cellulosemembranen der Pflanzen sowie im Mantel der Tunicaten nachweisen konnte[1].

Nach diesem überraschenden Resultate lag es natürlich nahe, die ganze Gruppe der Arthropoden auf das Vorkommen von Cellulose zu durchmustern. Es stand mir besonders durch die gütige Unterstützung des Herrn Dr. Paul Mayer genügend Material zu Gebote, um einzelne Vertreter aus den verschiedenen Gruppen untersuchen zu können.

Der Erfolg war fast in allen Fällen günstig; es ergab sich dabei das wichtige Resultat, dass ein mit Chlorzinkjod sich violett

---

[1] in: Ber. D. Bot. Ges. 1888 pag. 85 und in: Arch. Phys. Pflüger 44. Bd. 1889 pag. 391.

färbender Körper, welcher der pflanzlichen Cellulose jedenfalls sehr nahe steht, wahrscheinlich sogar mit ihr identisch ist, als ein fast ständiger Begleiter des echten Chitins sich vorfindet.

Es ist nicht meine Absicht, hier einen ausführlichen Bericht meiner Untersuchungen zu geben, ich werde vielmehr im Nachstehenden nur ganz kurz diejenigen Thierklassen bezw. Genera und Species anführen, bei denen ich die Cellulose-Reaction bisher nachgewiesen habe. Ich hoffe jedoch demnächst an anderer Stelle eingehendere Mittheilungen unter Berücksichtigung morphologischer Details machen zu können.

Von größeren Crustaceen wurden zunächst untersucht: Panzertheile und Sehnen von verschiedenen Formen aus den Gattungen *Eupagurus*, *Squilla*, *Homarus*, *Munida* und *Scyllarus*: bei allen zeigte sich, dass die inneren Schichten des Panzers, sowie die Sehnen mit Chlorzinkjodlösung eine violette Färbung annehmen und einen sehr starken Pleochroismus erhalten. Besonders schön tritt die Reaction an Sehnen auf; bei manchen Panzertheilen dauert es oft längere Zeit, ehe die Färbung deutlich wird, oder sie zeigt sich überhaupt nur an den Schnitträndern. In solchen Fällen kann man jedoch die Reaction beschleunigen, indem man die Objecte vorher in alkoholischer Kalilauge kocht. Schon gelegentlich meiner bereits erwähnten Untersuchungen über den Pleochroismus bei Tunicaten überzeugte ich mich davon, dass man deutliche Färbungen mit Chlorzinkjod meist erst dann erhält, wenn man die betreffenden Theile mit alkoholischer Kalilauge behandelt.

Die äußerste Schicht des Panzers scheint in allen Fällen aus Chitin zu bestehen, denn hier konnte ich niemals das Eintreten der Cellulose-Reaktion beobachten; selbst an dem jungen Panzer eines *Scyllarus*, welcher eben die Häutung beendet hatte, war eine, wenn auch schmale, Schicht vorhanden, die mit Chlorzinkjodlösung keine Violettfärbung ergab.

Von Copepoden untersuchte ich in erster Linie *Sapphirina fulgens*, ferner mehrere nicht näher bestimmte Formen, die sich häufig im Auftrieb vorfanden. Bei allen trat ohne weitere Behandlung mit Kalilauge die Färbung ein, die ungefärbt bleibende äußerste Schicht ist bei diesen Crustaceen jedenfalls sehr zart. In ähnlicher Weise zeigte sich die Färbung sehr deutlich bei *Lepas*, *Mysis* und *Phronima*, dagegen trat sie bei den Caprellen stets nur nach Kochen mit alkoholischer Kalilauge ein. Bei einigen Ostracoden, ferner bei *Apus* und *Branchipus* gelang die Reaction überhaupt nicht.

Bei den übrigen Arthropoden konnte ich gleichfalls fast in allen untersuchten Thieren die charakteristische Violettfärbung beobachten. Besonders günstige Objecte sind auch hier wieder die Sehnen, die sich meist direkt beim Einlegen in Chlorzinkjod färben und einen sehr starken Pleochroismus erkennen lassen. Ich untersuchte hauptsächlich die fadenförmigen Sehnen in den Beinen von Spinnen, Heuschrecken und Bienen. Auch die inneren Schichten des Chitinskelettes färben sich bei diesen Thieren schön violett: allerdings tritt die Färbung hier meist erst nach Behandlung mit alkoholischer Kalilauge ein. Dasselbe gilt für *Calotermes*, *Julus* und *Euscorpius*.

Unter den anderen größeren Thierklassen beobachtete ich die Cellulose-Reaction nur noch bei den Mollusken und auch hier nur in wenigen Fällen.

Am nächsten lag es, die Rückenschulpe von *Sepia* und *Loligo* zu untersuchen; hier zeigte sich denn auch direkt beim Einlegen in Chlorzinkjodlösung eine sehr intensive Violettfärbung sowohl in den nicht mit Kalk inkrustirten Randpartien als in den verkalkten Theilen nach Entfernen des Kalkes. Da auch in diesen Objecten neben dem Chitin Cellulose vorhanden ist und außerdem reichlich Material zur Verfügung stand, so wurden sie zu einem Vorversuch behufs Reindarstellung der Cellulose benutzt. Die gewaschenen und getrockneten Schulpe wurden gepulvert, sodann entkalkt, mit frisch dargestelltem Kupferoxydammoniak extrahirt und die abfiltrirte Lösung mit Salzsäure ausgefällt. Es entstand ein feiner, langsam sich absetzender, weißer Niederschlag, der mit Chlorzinkjodlösung die charakteristische Violettfärbung ergab. Es wird sich empfehlen, auf diese Weise größere Mengen der thierischen »Cellulose« darzustellen und eine eingehendere chemische Untersuchung dieses Körpers vorzunehmen.

Von anderen Mollusken habe ich verschiedene Muscheln und Schnecken untersucht, aber nur in wenigen Fällen die Cellulose-Reaction gefunden. Die Radula einer *Helix*-Art färbte sich nach längerem Kochen in alkoholischer Kalilauge intensiv violett, während die Radulae zweier *Natica*-Arten keine Färbung ergaben. In der Grundsubstanz der Schalentheile konnte ich gleichfalls nur in einem Falle die Violettfärbung hervorrufen, nämlich an dem Operculum der *Natica millepunctata*; es färbte sich jedoch nur ein dünnes Häutchen, welches sich nach dem Entkalken auf der dem Thiere zugekehrten Seite abheben ließ. Bei dem nicht verkalkten Operculum der *Natica Josephinia* trat überhaupt keine Färbung ein.

Das Periostracum von *Solecurtus* sowie der Byssus von *Pinna* und *Mytilus* ergaben sämmtlich ein negatives Resultat.

Bei allen übrigen Thierklassen fand ich bis jetzt keine Cellulose-Reaction auf. Von Protozoen wurde die Grundsubstanz der Skelette von Rhizopoden, von den Coelenteraten das Perisark der Hydroiden, ferner das Segel der *Velella*, von Würmern die Borsten von *Polyodontes* und *Hermadion*, die Röhren von *Onuphis* und *Spirographis*, endlich von Bryozoen das Skelett untersucht, nirgends zeigte sich die charakteristische Färbung.

Hiermit möge die Aufzählung der bisher studirten Objecte abgeschlossen sein: einer ausführlicheren Darstellung muss es vorbehalten bleiben, dieses Verzeichnis zu vervollständigen sowie die mannigfachen morphologischen und chemischen Fragen, welche sich hier anknüpfen lassen, in ausgedehnter Weise zu berücksichtigen. Immerhin aber geht aus den obigen kurzen Bemerkungen hervor, dass die Cellulose — oder doch wenigstens ein derselben sehr nahe stehender Körper — eine ausgedehntere Verbreitung im Thierreiche besitzt, als man bisher auf Grund der Schmidt'schen Untersuchungen anzunehmen gewohnt war.

Das Vorkommen dieses Körpers ist jetzt außer für die Tunicaten auch für die große Gruppe der Arthropoden sowie für einige Mollusken sicher nachgewiesen.

Neapel, im April 1890.

Über den Glanz der Sapphirinen.

Von

Dr. H. Ambronn,

a. o. Professor der Botanik in Leipzig.

Der Metallglanz der Sapphirinen ist von GEGENBAUR[1] zuerst eingehender untersucht worden; er kam zu dem Resultate, dass die in polygonale Felder eingetheilte, direct unter der Chitinhülle liegende Schicht, welche er für die Matrix des Chitins hielt, die Ursache des Glanzes sei.

Er sagt, dass »die Phänomene aus reflectorischen Lichterscheinungen, die durch eine eigenthümliche Fähigkeit jener Zellenschicht modificirt erscheinen, ihre Erklärung finden können«.

Weiterhin hat CLAUS[2] sich mit der Histologie dieser Schicht beschäftigt und nachgewiesen, dass die GEGENBAUR'sche Annahme, jene Platten seien die einzelnen Zellen der Matrix, nicht richtig ist. Über die Ursache des Glanzes spricht er sich nur sehr allgemein aus: er sagt, »wir haben es mit Interferenzerscheinungen zu thun, welche ihren Sitz in dem feinkörnigen zuweilen wie in Sprüngen und Rissen zerspaltenen Gefüge der Tafeln haben«. HAECKEL[3], welcher diese Frage gleichfalls behandelte, fand, dass die bereits von CLAUS erwähnte »feinkörnige« Structur »vollständig derjenigen der Kieselschale von *Pleurosigma angulatum*, *Pleurosigma hippocampus* und anderen als Probeobjecten bekannten Diatomeen entspricht«. Er glaubt, dass diese Structur von sich kreuzenden Leistensystemen herrühre und dass auch die »Interferenzerscheinungen« durch diese Leistensysteme hervorgebracht werden. Sowohl CLAUS wie HAECKEL sprechen von

---

[1] in: Arch. Phys. 1858 pag. 66 ff.

[2] Die frei lebenden Copepoden, Leipzig 1863 pag. 36 ff.

[3] in: Jena. Zeit. Naturw. 1. Bd. 1864 pag. 74 ff.

Interferenzerscheinungen als Ursache der leuchtenden Farben, geben aber Nichts weiter darüber an, welcher Art diese Interferenzen ihrer Meinung nach sind.

Gelegentlich eines mehrmonatlichen Aufenthaltes an der Zoolog. Station wurde ich auf den lebhaften Metallglanz dieser Thiere aufmerksam gemacht und konnte zwei Arten genauer untersuchen. Schon an gut conservirten Präparaten hatte ich erkannt, dass die Farben sich von lebhaftem Blau durch Indigo, Violett, Roth, Orange in Gelb ändern, wenn man den Einfallswinkel der Lichtstrahlen allmählich ändert: ferner beobachtete ich, dass die Farben im auffallenden Licht stets Complementärfarben derjenigen waren, welche sich beim durchfallenden Lichte zeigten, dass beispielsweise blau leuchtende Stellen im durchfallenden Lichte gelb, rothe dagegen grünlich etc. erscheinen. Diese Beobachtungen sprachen dafür, dass man es in der That mit Interferenzfarben zu thun habe, und zwar mit solchen, wie sie in sehr dünnen Schichten auftreten. Man hatte früher unter anderem aus dem Umstande, dass nach Zerstörung der feinstreifigen Structur die Farben verschwinden und nur bei gut conservirten Präparaten, welche jene Schicht noch intact zeigten, erhalten bleiben, geschlossen, jene Structur selbst sei die Ursache des lebhaften Farbenspieles. Ich überzeugte mich nun zunächst leicht davon, dass man sehr wohl jene Schicht nebst allen Details der Streifung erhalten und doch die Farben zum Verschwinden bringen kann. Man erreicht dies durch langsame Einwirkung von Alkohol, Essigsäure oder Süßwasser. Besonders bei Zusatz von Essigsäure bleibt jene Schicht sehr deutlich erhalten, während die Farbe vollständig verschwindet. Bei Einwirkung von Süßwasser schrumpfen zwar die Platten beim Abtödten des Thieres, aber die gleich näher zu beschreibenden Eigenthümlichkeiten der feineren Structur bleiben bestehen.

Betrachtet man zwischen gekreuzten Nikols die Randpartien, so sieht man, dass in der Diagonalstellung die Chitinhülle nur schwach aufleuchtet, während die angrenzende Schicht im optischen Schnitte eine bedeutend stärkere Doppelbrechung besitzt. Durch Einschaltung eines Gipsblättchens merkt man leicht, dass der Charakter der Doppelbrechung in beiden der gleiche ist, dass nämlich die Elasticitätsellipse (im Sinne von Nägeli und Schwendener) mit ihrer kürzeren Achse senkrecht zur Oberfläche steht. Man sieht dabei, dass die Farbe des Gipsblättchens durch die unter dem Chitin liegende Schicht stärker erhöht bezw. erniedrigt wird als durch das Chitin selbst. Auch in der Flächenansicht kann man sich häufig von

der starken Doppelbrechung jener Schicht überzeugen, jede Falte derselben leuchtet stark auf. Bei genauer Untersuchung mit starken Vergrößerungen erkennt man, dass die Streifung von dicht an einander liegenden prismatischen Stäbchen herrührt und nicht von Leisten, wie Haeckel glaubte. Besonders deutlich wird dies an Stellen, an denen durch gelinden Druck die einzelnen Prismen sich gegenseitig verschoben haben; oft hängen ganze Reihen derselben noch zusammen, oft auch liegen einzelne regellos zerstreut umher. In polarisirtem Lichte leuchten alle diejenigen Stäbchen oder Stäbchenreihen auf, welche in ihrer Richtung gegen die Oberfläche verschoben worden sind. Es verhalten sich also die einzelnen Stäbchen wie optisch einachsige negative Krystalle und ihrer Gestalt nach wie hexagonale Prismen.

Wir haben es demnach in der fraglichen Schicht mit dicht an einander stehenden optisch einachsigen anisotropen Gebilden zu thun, die vielleicht sogar als echte Krystalle anzusprechen sind. Ihre Dimensionen sind bei den einzelnen Arten verschieden: bei *Sapphirina fulgens* beträgt der Querdurchmesser gegen 0,8—1 μ, der Längsdurchmesser (parallel der optischen Achse) gegen 1,3 μ; bei der zweiten von mir untersuchten, mit *Sapphirina pachygaster* Claus verwandten Form[1] war der Querdurchmesser der einzelnen Prismen etwas über 1 μ, der Längsdurchmesser gegen 1,5—2 μ. Berücksichtigt man diese Dimensionen, so ist wohl kaum anzunehmen, dass das leuchtende Farbenspiel von dieser Schicht selbst hervorgerufen wird; außerdem ist ja, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, der Glanz bereits verschwunden, wenn die Prismenschicht noch vollkommen erhalten ist. Da die auftretenden Farben jedenfalls in die ersten Ordnungen der Newton'schen Scala gehören, so müsste die hervorrufende Schicht viel dünner sein.

Es bliebe desshalb nur übrig anzunehmen, dass zwischen der Chitinhülle und der Prismenschicht eine morphologisch nicht näher zu charakterisirende Schicht von schwacher Lichtbrechung vorhanden ist, welche als das wirksame dünne Blättchen anzusehen wäre; die Prismenschicht würde dann wohl als eine stark reflectirende Schicht mittelbar die Intensität der Farben erhöhen. Wenn die Farben in Präparaten nur unter ganz bestimmten Vorsichtsmaßregeln erhalten bleiben, so könnte dieser Umstand wohl darin seine Erklärung finden, dass schon bei sehr geringer Veränderung der Dicke jenes dünnen Blättchens durch Quellung u. dergl. auch das Farben-

[1] Herr Dr. W. Giesbrecht hatte die Güte, dieselbe zu bestimmen.

spiel sofort verschwinden müsste. Dass die Farben nicht etwa die Spectralfarben eines Gitters sind, wie man vielleicht auf Grund der Structur der Prismenschicht vermuthen könnte, beweist schon das Verschwinden der Farben bei vollkommener Erhaltung jener Schicht. Andere oft sehr prachtvolle Farbenerscheinungen, wie sie z. B. an den Flimmerplättchen gewisser Rippenquallen, Arten der Gattung *Beroë*, auftreten, dürften dagegen mit ziemlicher Sicherheit aus der zarten Streifung dieser Plättchen als Spectralfarben, die durch ein enges Gitter hervorgerufen werden, zu erklären sein.

Neapel im April 1890.

Über Bau und Entwicklung der Chorda von Amphioxus

von

Basilius Lwoff

Privatdocent an der Universität und Assistent am Cabinet der vergleichenden Anatomie in Moskau.

Mit Tafel 16.

Als ich vor etwa zwei Jahren meine Untersuchungen[1] über die Chorda anstellte, wurde ich darauf aufmerksam, dass beim Zerzupfen der Chorda von *Acipenser ruthenus* und *Petromyzon* oft dünne Platten sich isoliren lassen, welche dem Querschnitt der Chorda entsprechen und etwa aus zwei Zellenlagen bestehen. Noch besser ist es mir gelungen, solche Scheiben aus der Chorda in dem Schwanze der Froschlarve zu isoliren. Damals habe ich ausgesprochen, dass in der Chorda, welche noch keine Veränderungen und Einschnürungen seitens der Bogen erlitten hat, die Zellen zu Scheiben angeordnet sind, die denjenigen von *Amphioxus* nicht unähnlich sind. Die Isolirung der Scheiben, die sonst auf den Schnitten nicht zu sehen sind, versuchte ich mir dadurch zu erklären, dass zwischen den eine Scheibe bildenden Zellen der Zusammenhang viel fester ist, als zwischen den an einander stoßenden Zellen zweier Nachbarscheiben. Ich wollte damals auch die Chorda von *Amphioxus* in den Kreis meiner Untersuchungen ziehen, hatte aber nur in Alcohol conservirte Exemplare, und nach längerer Prüfung ergab sich, dass mit ihnen Nichts zu machen war. Darum habe ich jetzt während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station zu Neapel die Gelegenheit benutzt, mich mit dieser Frage eingehend zu beschäftigen.

[1] Lwoff, Vergleichend anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 1 1887 pag. 442—482. Taf. 4—6.

Aber die Resultate, zu denen ich auf Grund meiner neuen Präparate mit Nothwendigkeit gelangte, waren für mich ganz unerwartet. Es ergab sich nämlich, dass die Scheiben keine beständige Erscheinung in der Chorda von *Amphioxus* sind, eben so wenig wie bei *Acipenser* oder *Petromyzon*. Sie sind eher ein Product der Verschmelzung der Zellen in Folge des gegenseitigen Druckes derselben und der Wirkung gewisser Reagentien. Im Folgenden will ich dies näher begründen.

Im Jahre 1841 hat Goodsir darauf aufmerksam gemacht, dass die Chorda von *Amphioxus* aus Platten gebildet wird, die nach Größe und Form ganz dem Querschnitt der Chorda entsprechen[1]. Diese Angabe wurde von Johannes Müller und anderen Autoren bestätigt, und es wurde damit anerkannt, dass die Chorda bei *Amphioxus* einen ganz anderen histologischen Bau hat, als bei den übrigen Wirbelthieren. Während sie nämlich sonst aus den bekannten großblasigen Zellen besteht, zeigt sie bei *Amphioxus* keine Spur von diesen Zellen und wird nur aus einer Reihe auf einander folgender Platten (Chordaplatten oder Chordascheiben) aufgebaut. So drehte sich Alles nur um die Frage, welchen histologischen Bau diese Platten haben.

Aber ich muss hervorheben, dass nicht alle Forscher diese Ansicht vertreten. Quatrefages[2] stimmt in einer Schrift, die bald nach der Arbeit von Goodsir und J. Müller erschienen war, mit Diesen nicht überein und weist darauf hin, dass die Chorda von *Amphioxus* aus abgeplatteten Zellen besteht. Da die Beobachtungen von Quatrefages, welche den Angaben aller übrigen Autoren widersprechen, meiner Ansicht nach sehr wichtig sind, so will ich die betreffende Stelle wörtlich citiren. Er sagt: »La corde dorsale du Branchiostome est composée en entier de cellules aplaties, dont le diamètre est beaucoup plus petit que celui de la masse solide qu'elles contribuent à former. Ces cellules, comprimées d'avant en arrière, présentent généralement l'aspect, que j'ai cherché à reproduire dans mon dessin. . . . Leur diamètre varie de $^1/_{10}$ à $^1/_{15}$ de millimètre. Leur épaisseur est d'environ $^1/_{40}$ ou $^1/_{50}$ de millimètre. Mais la cavité,

---

[1] Goodsir, On the Anatomy of *Amphioxus lanceolatus*. in: Trans. R. Soc. Edinburgh Vol. 15 1841 pag. 250 ff.

[2] Quatrefages, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome. in: Ann. Sc. N. (3) Tome 4 1845 pag. 197 ff.

qu'elles circonscrivent, n'a guère que $^1/_{100}$ ou $^1/_{120}$. Les parois en sont très épaisses et fortement appliquées les unes contre les autres. Elles présentent des coupes irrégulièrement hexagonales. Cependant ces parois ne se soudent pas généralement ensemble, et un leger trait à peine distinct indique presque toujours le point où leurs surfaces se rencontrent.« — Viele geben zu, dass Beschreibung und Abbildungen von Quatrefages an Deutlichkeit Nichts zu wünschen übrig lassen, betonen aber, dass Niemand seine Beobachtungen bestätigt hat.

Zuerst widerspricht Max Schultze[1] entschieden den Angaben von Quatrefages. Er findet keine Zellen und sieht die Scheiben nebst einer weichen Bindesubstanz, durch welche sie an einander gehalten werden, für die einzigen Elementartheile der Chorda an. Auch nach Marcusen[2] besteht die Chorda aus sehr dünnen Scheiben. Aber diese sind nicht isolirt von einander; im Gegentheil, »elles sont réunies de deux côtés par une substance très mince, qui part des deux surfaces d'une grande quantité de points, tellement qu'en séparant une rondelle de sa voisine on déchire la membrane de réunion dont les débris se présentent alors en forme d'un réseau sur la surface de la rondelle«. Diese Beobachtung scheint mir von Wichtigkeit zu sein; ich werde noch weiter Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen. Außerdem muss ich noch erwähnen, dass Marcusen zuerst in den Chordascheiben helle Kerne beschrieben, ihnen jedoch keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat.

W. Müller[3] hebt (im Widerspruch mit Max Schultze) hervor, dass die Scheiben nicht die einzigen Elementartheile der Chorda sind. Nach seinen Beobachtungen ist sie dorsal und ventral anders beschaffen, als in ihrer übrigen Ausdehnung. Hier liegen verzweigte Zellen, deren Ausläufer unter einander anastomosiren und helle Räume zwischen sich lassen. Es sind Abkömmlinge der Zellen, aus welchen die Chorda ursprünglich besteht; sie erhalten sich deutlich das ganze Leben hindurch nur längs der dorsalen und ventralen Fläche; »gegen das Mittelstück zu drängen sie sich dichter an einander und zeigen zugleich die Neigung, in der Querrichtung des Organs unter einander zu verschmelzen, während in der zur Längsachse des Kör-

[1] Max Schultze, Beobachtungen junger Exemplare von *Amphioxus*. in: Zeit. Wiss. Z. 3. Bd. 1852 pag. 417 ff.

[2] Marcusen, Sur l'anatomie et l'histologie du *Branchiostoma lubricum*. in: Compt. Rend. Tome 58 1864 pag. 479—480.

[3] W. Müller, Über den Bau der Chorda dorsalis. in: Jena. Zeit. Naturw. 6. Bd. 1871 pag. 327—353.

pers senkrechten Richtung eine Abscheidung fester Intercellularsubstanz auf Kosten des Protoplasma erfolgt« (pag. 342). Was die gegenseitige Beziehung der einzelnen Scheiben betrifft, so sollen sie durch eine schwer lösliche Kittsubstanz verbunden sein; MÜLLER schließt dies »aus der Schwierigkeit, mit welcher die Lösung einzelner Scheiben aus der Continuität der Chorda auch bei Anwendung starker Alkalilösungen verbunden ist«.

STIEDA[1] findet, dass auf Längsschnitten jene Linien und Streifen, welche von den Autoren als Platten gedeutet werden, gewöhnlich unregelmäßig sind, und kann daher Denen, welche die Chorda aus regelmäßigen Scheiben zusammengesetzt glauben, nicht beistimmen. Nach seinen Angaben setzt sie sich aus langgestreckten Faserzellen zusammen, welche quer durch die Chorda laufen, und theils in der Quer-, theils in der Längsrichtung derselben mit einander verschmelzen; im obersten und untersten Abschnitt sind die einzelnen Zellen als solche durchaus zu erkennen. Man sieht hieraus, dass STIEDA die letztgenannten Zellen anders beschreibt, als W. MÜLLER.

KOSSMANN[2] findet auch, dass die Chordascheiben aus Fibrillen zusammengesetzt sind, die parallel mit einander senkrecht zur Sagittalebene verlaufen. Da aber dieses aus Scheiben bestehende Gebilde nicht die typische Structur des Chordagewebes erkennen lässt, so glaubt KOSSMANN, es sei keine echte Chorda, nennt es Pseudochorda und kommt zum sonderbaren Schlusse, diese sei nur als ein Bestandtheil der Chordascheide anzusehen, »die eine sonst nicht vorkommende Mächtigkeit erreicht hat«. Beim erwachsenen Thier sei nur ein Rudiment der wirklichen Chorda vorhanden, welches ein vollständig charakteristisches Chordagewebe vorstellt. Dieses Gewebe liegt wie »ein Band von äußerst geringer, etwa nur zwei Zellen starker Ausdehnung in der dorsoventralen Richtung dicht unter der dorsalen Wölbung der Chordascheide«, d. h. gerade da, wo W. MÜLLER verzweigte Zellen beschrieben hat. Nach KOSSMANN sind es nicht verzweigte, sondern ganz typische Chordazellen.

Auch nach MOREAU[3] sind die Chordascheiben aus parallelen Fibrillen zusammengesetzt. Beim jungen *Amphioxus* giebt es außer den

---

[1] STIEDA, Studien über den *Amphioxus lanceolatus*. in: Mém. Acad. Sc. Pétersbourg (7. Tome 19 1873 No. 7. 70 pgg. 4 Taf.

[2] KOSSMANN, Bemerkungen über die sogenannte Chorda des *Amphioxus*. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 6. Bd. 1874 pag. 82—92 Taf. 4.

[3] MOREAU, Recherches sur la structure de la corde dorsale de l'*Amphioxus*. in: Bull. Acad. Belg. (2) Tome 39 No. 3 1875 22 pgg. 1 Taf.

Scheiben noch Zellen mit großen ovalen Kernen; beim erwachsenen Thiere verschwinden diese Zellen so gut wie ganz. Daher glaubt Moreau, die aus Fibrillen bestehenden Scheiben seien nur Intercellularsubstanz und verhalten sich zu den erwähnten Zellen eben so wie die Fibrillen des Bindegewebes zu den sie bildenden Zellen. Was die von W. Müller beschriebenen Zellen auf der dorsalen und ventralen Fläche der Chorda betrifft, so entstehen aus ihnen Fibrillen, die zur Befestigung der Scheiben dienen; aber diese Fibrillen sind ganz anders beschaffen, als scheibenbildende Fibrillen.

Rolph[1] unterscheidet erstens die bekannten Chordascheiben, zweitens das von W. Müller entdeckte Gewebe. Letzteres hält er für eine secundäre Bildung und lässt es in keiner genetischen Beziehung zu den Chordaplatten stehen. Er schildert es als ein zartes, netzförmig verzweigtes Gewebe, das nicht nur die Hohlräume auf der dorsalen und ventralen Fläche der Chorda ausfüllt, sondern auch manchmal die Lücken zwischen den Chordaplatten durchzieht. In den Chordaplatten selbst, die nach Rolph keine fibrilläre Structur haben, liegen ovale große Kerne, um welche ein feinkörniges Protoplasma sich gruppirt.

Damit könnte ich die Litteraturangaben abschließen, will jedoch der Vollständigkeit halber noch zweier Arbeiten Erwähnung thun, obgleich sie ganz oberflächlich sind. Nach Renaut et Duchamp[2] besteht die Chorda aus quer verlaufenden Fibrillen. Keine zellige Structur und keine Kerne sind zu bemerken. Daraus sei zu schließen, dass die Chorda von *Amphioxus* derjenigen aller übrigen Wirbelthiere nicht homolog ist und nicht die morphologische Bedeutung einer Chorda dorsalis hat. Und nach Pouchet[3] besteht die Chorda aus Zellen, wie sie Stieda beschrieben hat.

Indem ich zur Beschreibung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, will ich zuerst einige Worte über die Methoden sagen. Ich habe mich davon überzeugt, dass der von vielen Autoren empfohlene Alcohol für die Chorda von *Amphioxus* ganz untauglich ist, da

---

[1] Rolph, Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. in: Morph. Jahrb. 2. Bd. 1876 pag. 87—164 Taf. 5—7.

[2] Renaut & Duchamp, Sur l'organe appelé corde dorsale chez l'*Amphioxus*. in: Compt. Rend. Tome 86 1878 pag. 898—900.

[3] Pouchet, Sur le système de canaux et sur la corde dorsale de l'*Amphioxus*. in: Gazette médicale de Paris (6) Tome 2 1880 pag. 275—276.

er den normalen Bau des Gewebes ganz verändert. Um dem Vorwurfe vorzubeugen, dass meine Präparate Kunstproducte sind, habe ich sehr viele Reagentien zu diesem Zwecke angewendet, nämlich (außer Alcohol):

1) Chromsäure; 2) Müller'sche Flüssigkeit; 3) Picrinsäure; 4) Picrinschwefelsäure; 5) Chromosmiumessigsäure; 6) Osmiumsäure; 7) Osmiumsäure (5—10 Minuten) mit nachheriger mehrtägiger Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit: 8) Osmiumsäure (5—10 Minuten) mit nachheriger Behandlung mit Platinchlorid + Chromsäure; 9) Sublimat-Eisessig (5 Theile Sublimat, 1 Theil Eisessig.)

Ich muss dabei hervorheben, dass bei allen diesen Reagentien die weiter unten beschriebene Structur der Chorda mehr oder weniger deutlich zu sehen ist; darum kann von Kunstproducten keine Rede sein.

Außer verschiedenen Schnitten wurden auch Zupfpräparate gemacht, auf welchen einige Einzelheiten der Structur sich bestätigen lassen, die auf den Schnitten zu sehen sind. Außerdem wurden lebende kleine (etwa 10 mm lange) durchsichtige *Amphioxus* untersucht. Die Entwicklung der Chorda wurde sowohl bei lebenden Larven, als auch auf Schnitten studirt.

Mit Stieda kann ich nicht darin übereinstimmen, dass man, um zu einer richtigen Anschauung über den Bau der Chorda von *Amphioxus* zu gelangen, von der Betrachtung eines Querschnittes ausgehen müsse. Im Gegentheil, gerade hier geben die Querschnitte keinen bestimmten, geschweige denn richtigen Aufschluss, bevor man Längsschnitte und zwar Medianschnitte untersucht hat. Dann lassen sich die Querschnitte verstehen, und nur dann lassen sich einige Einzelheiten verwerthen, die auf Querschnitten deutlich zu sehen sind. Darum will ich zuerst die Bilder beschreiben, welche Längsschnitte darbieten.

Taf. 16 Fig. 1 stellt einen Medianschnitt der Chorda eines kleinen (5 mm langen) Thieres dar. Die Zellen sind etwa oval oder spindelförmig, von oben nach unten gestreckt, in der Richtung der Achse des Thieres abgeplattet, desswegen zwei- oder dreimal so hoch wie breit. Jede Zelle hat ihre besondere Wand, welche den Innenraum umgiebt. Dieser ist ganz durchsichtig, bleibt bei Behandlung mit allen Färbemitteln ungefärbt und lässt sonst keine Structur wahrnehmen; mit einem Worte: diese Zellen besitzen dieselben Eigenschaften wie die

Chordazellen der übrigen Wirbelthiere. Die Zellen liegen mit ihren dünnen Wänden dicht an einander und schieben sich mit ihren Enden zwischen einander, jedoch kann man immer die einzelnen Wände zweier Nachbarzellen unterscheiden. Überhaupt sind die Zellen in Form und Größe ziemlich gleich, nur am oberen oder unteren Rande des Schnittes, hart an der Chordascheide (selten in der Mitte), sind sie etwas kleiner. In der Richtung von oben nach unten zählt man zwei, höchstens drei Zellen. An der oberen und unteren Fläche der Chorda zeigen sich Kerne, welche der Chordascheide dicht anliegen.

Fig. 2 zeigt einen Medianschnitt von einem etwas größeren (8 mm langen) *Amphioxus*. Das Bild ist ziemlich ähnlich dem eben beschriebenen. Die Zellen sind in Form und Lagerung dieselben, aber etwas größer und haben etwas dickere Wände. Jedoch kann man auch hier die Wände zweier an einander liegender Zellen deutlich erkennen. Die Zellen sind auch in der Längsrichtung des Thieres abgeplattet und zwei-, drei- und viermal so hoch wie breit. Nicht selten findet man zwischen den größeren Zellen kleinere oder ganz abgeplattete, schmale. Manchmal sind sie so stark abgeplattet, dass nur ein von dicken Wänden umgebener Spalt sichtbar ist. In der Regel zählt man in der Richtung von oben nach unten vier Zellen. Aber außer diesen großen blasigen Zellen sieht man an der oberen und unteren Fläche der Chorda dicht an der Scheide ganz kleine Zellen mit Kernen und sehr zarten Wänden. Nicht um jeden Kern ist ein deutlicher Zellencontour; einige Kerne liegen dicht an der Chordascheide, wie im vorigen Bilde.

In Fig. 6 sieht man den Sagittalschnitt der Chorda eines 12 mm langen *Amphioxus*. Gestalt und Lagerung der Zellen sind etwa dieselben, wie früher. Einige sind so abgeplattet, dass nur kleine Spalträume zwischen den dicken Wänden übrig bleiben. Manchmal ist die ganze verticale Zellenreihe so abgeplattet, dass auf dem Schnitte ein von oben nach unten laufender Balken erscheint, in welchem nur die kleinen Spalträume die Zusammensetzung aus Zellen beweisen. Ich werde später noch darauf zurückkommen.

Fig. 3 *A* und *B* stellt den dorsalen und ventralen Theil des Medianschnittes durch die Chorda eines 20 mm langen *Amphioxus* vor. Der Schnitt ist genau median ausgefallen. Die Dimensionen der Chorda haben bedeutend zugenommen, aber die Zahl der Zellen von der oberen bis zur unteren Fläche beträgt höchstens fünf. Also st die Zunahme der Dimensionen der Chorda mehr durch Vergrö-

ßerung der einzelnen Zellen, als durch Vermehrung derselben zu Stande gekommen. Auf den Schnitten sieht man, dass die Zellen im Vergleiche mit früheren Stadien viel größer sind. Manchmal haben sie etwa ovale Form, wie früher; größtentheils dagegen sind sie sehr verschieden: einige sehr groß und von oben nach unten sehr gestreckt, fünf-, sechs- und noch mehrmal so hoch wie dick; neben ihnen kann man kleinere ovale bemerken. Der angeführte Schnitt ist noch in einer anderen Hinsicht von großer Wichtigkeit. Hier sieht man an der oberen und unteren Fläche äußerst deutlich kleine Zellen mit Kernen und zarten Wänden. Kerne giebt es aber nicht nur hier, sondern auch manchmal in den größeren blasigen Chordazellen. In Fig. 3 *A* liegt sogar ein Kern zwischen den zusammengefallenen Wänden einer Zelle und erscheint daher wie in einer dicken Zellenwand eingeschlossen. Solche Bilder trifft man nicht selten an[1].

Endlich in Fig. 7 sieht man einen Theil des Medianschnittes durch die Chorda eines erwachsenen (4 cm langen) Thieres. Die Zellen sind überhaupt noch größer geworden, aber nach Charakter und Lagerung dieselben geblieben wie früher. Auch hier zeigen sich neben den großen für die Chorda von *Amphioxus* typischen Zellen andere, die stark, manchmal bis zu einem kleinen Spalt, abgeplattet sind: desto dicker sind die sie umgebenden Wände. Die Chorda ist jetzt auf sagittalen Längsschnitten höchstens 6—7 Zellen hoch. Die Zellen selbst haben sehr mannigfaltige Gestalt, so dass man auf einem und demselben Schnitte verschieden aussehende Stellen findet: manchmal haben sich viele Zellen zu einem Haufen gruppirt: manchmal werden, wie schon oben erwähnt, die ganzen verticalen Zellenreihen stark abgeplattet; da aber neben diesen Bildern andere existiren, wo der typische Bau der Chorda äußerst deutlich ist, und da sich auch Übergänge zeigen, so lassen sich solche Bilder ganz gut erklären. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass die Chorda des erwachsenen *Amphioxus* aus Zellen besteht, die nur stellenweise in Folge gegenseitigen Druckes stark abgeplattet und verändert erscheinen. Derartige Zellengruppen lassen sich auch in der Chorda anderer Thiere (*Acipenser*, *Petromyzon*) erkennen.

---

[1] Rolph hat, glaube ich, diese in den abgeplatteten Zellen wie eingemauerten Kerne gesehen, beschreibt sie aber als Löcher in den Chordaplatten. Indessen seine Fig. 4 *x* beweist für mich, dass diese Löcher Kerne sind; auf meinen Präparaten konnte ich mich davon ganz überzeugen.

Was die Kerne betrifft, so muss ich besonders hervorheben, dass sie auch beim erwachsenen Thiere in den Zellen sichtbar sind. Obgleich es auf Längsschnitten schwieriger ist, sie zu sehen, als auf Querschnitten, so treten sie doch bei gehöriger Behandlung und Färbung des Objectes hervor, und — was sehr oft vorkommt und schon oben für das jüngere Thier beschrieben wurde — wenn die Zelle ganz abgeplattet ist und nur eine kleine Spalte übrig bleibt, so sieht man in dieser Spalte einen ovalen Kern (vgl. Fig. 3 *A*).

Also: wenn die Chorda von *Amphioxus* gut conservirt ist, so erhält man auf Medianschnitten immer große blasige Zellen, welche den Chordazellen anderer Wirbelthiere ähnlich sind.

Je nach dem Alter des Thieres haben sie verschiedene Größe; daraus folgt, dass sie wachsen. Jede Zelle hat eine besondere Hülle; mit ihren Wänden liegen sie dicht an einander, aber die Wände zweier Nachbarzellen lassen sich unterscheiden. Die Zellen sind gewöhnlich in der Längsrichtung des Thieres abgeplattet und einige Mal so hoch, wie breit: dieses Verhältnis wiederholt sich regelmäßig auf den Längsschnitten der Chorda sowohl kleiner, als auch großer *Amphioxus*. Die Wände sind bei jungen Exemplaren ganz dünn, bei älteren Thieren werden sie aber etwas dicker, so dass nicht nur die Zellen mit dem Alter des Thieres sich vergrößern, sondern auch die Wände sich verdicken.

Wenn man nun fragt, wo sind eigentlich jene bekannten Chordaplatten oder Chordascheiben, die von den Autoren beschrieben sind und sich bei der Zerzupfung der Chorda herauspräpariren lassen, so muss ich zuerst auf Fig. 6 hinweisen. Ich könnte viele solche Bilder, und zwar bei verschiedenster Behandlungsweise des Objectes anführen, aber ich glaube, eines wird genügen, um die Sache klar zu machen. Auf der linken Seite der Figur befinden sich die gewöhnlichen blasigen Chordazellen; auf der rechten Seite dagegen sind die ganzen Zellenreihen stark abgeplattet und erscheinen in Folge dessen als dicke von oben nach unten gehende Balken, in denen nur kleine Spalten zu sehen sind. Diese Balken sind nichts Anderes, als die Chordaplatten der Autoren. Manchmal sind die Zellen so abgeplattet, dass keine Spalten mehr vorliegen, und dann sehen die Balken etwa so aus, wie die Chordaplatten bei vielen Autoren auf Längsschnitten abgebildet sind. Diese Balken aber (resp. Chordaplatten) sind keine beständige und regelmäßige Bildung. Im Gegentheil, manchmal findet man auf einem Längsschnitte einige von ihnen, manchmal ist auf

der ganzen Serie von Längsschnitten keine Spur von ihnen zu bemerken. Dies scheint von der Conservirung des Objectes abzuhängen. Ich habe schon erwähnt, von wie großer Wichtigkeit die Behandlungsweise der Chorda ist. Die meisten Autoren empfehlen Conservirung in Alcohol. Ich habe mich im Gegentheil davon überzeugt, dass Alcohol gerade hier sehr ungünstig ist, denn an den mit ihm conservirten Exemplaren konnte ich keine Zellen mehr in der Chorda deutlich erkennen, bei jeder anderen Behandlungsweise (s. oben) aber wohl. Wie schon erwähnt, kommen die Balken, welche auf Längsschnitten als Ausdruck von Platten erscheinen, dadurch zu Stande, dass die ganzen Zellenreihen abgeplattet oder zusammengedrückt werden. Wir wissen schon, dass dieses Zusammendrücken theilweise auf dem Wachsthum und der Vergrößerung und in Folge dessen auf gegenseitigem Druck der Zellen in der Längsrichtung des Thieres beruht. Darum sind die meisten Zellen in eben dieser Richtung abgeplattet. In wie weit es aber von den natürlichen Verhältnissen (vom gegenseitigen Drucke der Zellen) abhängt, und wie viel Schuld die contrahirende Wirkung der Reagentien daran hat, will ich hier nicht entscheiden. Ich kann nur constatiren, dass bei allen von mir angewendeten Reagentien (außer Alcohol direct) die beschriebenen großen Zellen deutlich zu sehen sind. Ich glaube, die meisten Reagentien wirken etwas contrahirend auf das Chordagewebe; Alcohol stärker als alle anderen. Schon Stieda hat bemerkt, dass Alcohol die Chorda mehr zum Schrumpfen bringt als Chromsäure. Auch Kossmann findet, dass der Zerfall in Scheiben bei Behandlung mit Chromsäure nicht so auffallend ist, wie bei derjenigen mit Alcohol. Aber auch bei Anwendung von Alcohol bleiben auf Längsschnitten einige Spuren der normalen Verhältnisse erhalten. Man sieht nicht nur die von oben nach unten gehenden Balken, sondern auch schiefe und quere dünnere Zwischenbalken; außerdem hier und da in den dicken Balken Spalträume (die letzten Spuren der Zellen). Aber natürlich, wenn man nur solche Bilder vor Augen hat, so gelangt man nur sehr schwer zu dem Resultate, dass die Chorda von *Amphioxus* aus Zellen besteht. Mit einem Worte: was bei Anwendung von anderen Reagentien sich nur stellenweise bemerken lässt, ist bei Alcohol die Regel.

Quatrefages war der Einzige, der diese Zellen gesehen hatte. Aber seine Abbildungen sind sehr schematisch; daher, glaube ich, haben sie kein Zutrauen erweckt. Zudem hat er nicht angegeben, ob er sie nach Längsschnitten oder bei der Untersuchung der lebenden

Thiere gemacht hat. Mir scheint das Letztere, denn die Zellwände sind zu dick, die Zellhöhlen zu eng dargestellt, d. h. gerade so, wie dies bei der Untersuchung der Chorda kleiner lebender *Amphioxus* erscheint. Nur die Zellgrenzen sind in diesem Falle nicht so deutlich zu sehen, wie sie bei Quatrefages dargestellt sind. Auch den Angaben anderer Autoren kann man entnehmen, dass die Chorda nicht nur aus Platten besteht. Max Schultze sagt, die Platten würden durch eine weiche Bindesubstanz an einander gehalten. Marcusen hebt hervor, dass bei Trennung der Scheiben von einander die Verbindungsmembranen an vielen Punkten zerstört werden. W. Müller erwähnt der Schwierigkeit, mit welcher die Lösung einzelner Scheiben aus der Continuität der Chorda verbunden ist. Stieda lässt auf Längsschnitten die Linien und Streifen gewöhnlich unregelmäßig sein. Die angeführten Angaben zeigen, dass alle diese Verfasser einige Spuren vom normalen Bau der Chorda von *Amphioxus* gesehen haben.

Die oben beschriebenen großen Zellen sind auf Medianschnitten am deutlichsten und schärfsten; man lernt so Höhe und Dicke der Zellen kennen. Auf Horizontalschnitten kann man ihre Breite sehen. Fig. 11 stellt bei schwacher Vergrößerung einen solchen Schnitt durch die Chorda eines erwachsenen Thieres dar. Einige Zellen ziehen fast durch die ganze Breite der Chorda, andere nehmen beinahe die Hälfte der Breite ein; an der Peripherie sind sie kleiner, so dass sich als Regel ergiebt, dass die Chorda gewöhnlich zwei, höchstens drei Zellen breit ist. Die gegenseitige Lagerung der Zellen ist etwa dieselbe, wie auf Sagittalschnitten. Die Zellen liegen dicht gedrängt und ihre Enden schieben sich gewöhnlich zwischen einander, manchmal aber stoßen die abgerundeten Enden zweier Zellen an einander, so dass die beiderseitigen Wände deutlich zu unterscheiden sind. Einige Zellen erscheinen ganz durchsichtig (Fig. 11 *a*), andere sind vom Schnitt so getroffen, dass die Reste der oberen oder unteren Wand geblieben sind (Fig. 11 *b*); die letzteren haben oft viele Falten, welche die Beobachtung erschweren.

Fig. 12 zeigt bei stärkerer Vergrößerung den Horizontalschnitt der Chorda eines jüngeren *Amphioxus*, der eigentlich dieselben Verhältnisse darbietet. Hier und da sieht man in den Zellen die Ränder der vom Schnitte getroffenen Wände. In den peripheren Zellen, dicht an der Chordascheide, liegen Kerne; diese werden nicht nur bei jüngeren, sondern auch bei ganz ausgewachsenen Thieren deutlich, sind übrigens auch in den großen mittleren Zellen vorhanden,

aber dort sieht man sie nur unter gewissen Umständen, nämlich wenn die Seitenwände der Zellen auf den Schnitten abbiegen und zufällig im Flächenbilde sich vorstellen (Fig. 13).

Nachdem ich die Längsschnitte beschrieben habe, aus denen sich ergiebt, dass die Chorda aus großen blasigen Zellen besteht, will ich jetzt zu den Querschnitten übergehen. Fig. 4 und 5 rühren von einem 5 mm langen *Amphioxus* her. Man sieht hier die Kerne 1) auf der oberen und unteren Fläche (manchmal auf der Seitenfläche) dicht an der Chordascheide; 2) in der Chorda selbst. Wie viele man auf einem Querschnitte zählen kann, hängt von der Dicke des Schnittes und auch vom Zufall ab. Die Kerne sind rundlich oder oval; manchmal sieht man um die peripheren Kerne (an der oberen und unteren Fläche) einen kleinen Zellcontour. In der Chorda selbst, die etwas streifig erscheint, finden sich sehr oft ovale, quere Lücken, fast von der ganzen Breite der Chorda (Fig. 4 *a*). Auf anderen Schnitten sieht man statt dieser Lücken bloß mehr oder weniger deutlich umrandete Stellen, die ihrer Lage nach ihnen entsprechen (Fig. 5 *a*); manchmal erscheinen solche Stellen etwas blasser, als der übrige Theil der Chorda.

Wie sind diese Bilder zu deuten?

Ich glaube, wenn man die Längsschnitte des gleichaltrigen *Amphioxus* (Fig. 1) in Betracht zieht, so lassen sich diese Querschnitte sehr gut erklären. Erstens hat man hier und dort Kerne auf der oberen und unteren Fläche der Chorda. Ferner ergiebt sich aus dem Längsschnitte, dass die Chorda etwa drei Zellen hoch ist. Daraus folgt, dass jene querliegenden ovalen oder länglichen Räume oder Lücken auf den Querschnitten nach Lage und Zahl den Zellen der Längsschnitte entsprechen; die dunkleren Stellen aber, die zwischen ihnen liegen und sie theilweise umgeben, entsprechen den Punkten, wo zwei oder drei Zellen an einander stoßen. Hellere Stellen erscheinen auf Querschnitten dort, wo nur die vordere oder die hintere Zellenwand vom Schnitte getroffen ist; und war dieser so geführt, dass nur der mittlere Theil der Zelle erhalten bleibt, so bietet der Querschnitt dort eine quere Lücke dar (Fig. 4 *a*). Die Kerne sind auf Querschnitten überall deutlich zu sehen, auf Längsschnitten aber nicht. Dies hängt so zusammen, dass sie gewöhnlich der vorderen oder hinteren Wand der Zelle dicht anliegen und darum auf Längsschnitten gewöhnlich unsichtbar sind.

Fig. 8 giebt den Querschnitt der Chorda eines 12 mm langen *Amphioxus* wieder. Auch hier befinden sich die Kerne auf der obe-

ren und unteren Fläche der Chorda und in der Chorda selbst. Außer queren Falten und Streifen sieht man hier auch schiefe und sogar manchmal längliche Streifen. Es ist natürlich unmöglich, über jeden einzelnen Streifen ins Klare zu kommen, ob er der Faltung des Gewebes zu verdanken oder der Ausdruck der Zellgrenzen ist. Wenn man aber den entsprechenden Längsschnitt (Fig. 6) in Betracht zieht, so wird man die meisten Linien als Zellgrenzen deuten.

Endlich stellen Fig. 9 und 10 bei schwacher Vergrößerung das Querschnittsbild vor, welches das häufigste ist. Die beiden Schnitte sind von einem erwachsenen Thiere, aber auch die kleineren zeigen dieselben Verhältnisse. Man sieht nämlich 4—6 querverlaufende Balken, welche große hellere Räume von einander trennen und theilweise umgeben. Dieses Bild erinnert sehr an die Fig. 4 von einem jungen *Amphioxus*. Der Unterschied ist nur der, dass dort die Balken und Zwischenräume nicht so zahlreich sind, wie hier. Die Deutung für beide ist wohl dieselbe. Manchmal bergen die großen Räume die gefalteten Zellenwände, manchmal sind sie ganz oder zum Theil leer. Die Seitentheile des Schnittes zeigen unregelmäßige Falten und Streifen, die sich als Wände und angeschnittene Ränder der angrenzenden Zellen deuten lassen.

Wenn man viele Schnitte daraufhin untersucht, so kann man sich davon überzeugen, dass die Zahl dieser Räume der Zahl der großen Zellen entspricht, wie letztere auf Längsschnitten festgesetzt worden ist. Ich muss ausdrücklich hervorheben, dass ich solche Querschnittsbilder bei Anwendung der meisten Reagentien sowohl bei großen, als bei kleineren Thieren fast ausnahmslos bekommen habe. Es wundert mich darum, dass bisher Niemand dieses gewöhnlichen Verhaltens Erwähnung thut, und dass Alle die Chorda auf Querschnitten ohne Weiteres als streifig erscheinen lassen[1]. Dies kann ich mir nur damit erklären, dass die meisten Autoren Alcohol-Exemplare untersuchten.

Schon früher habe ich erwähnt, dass die Querschnitte allein keine bestimmte Vorstellung vom Bau der Chorda geben können. Jetzt glaube ich gezeigt zu haben, dass sie nicht im mindesten den Längsschnitten widersprechen, sondern sie vervollständigen und bestätigen; dabei kann man einige Einzelheiten auf Querschnitten besser sehen.

[1] Ich finde nur bei LANKESTER (Contributions to the Knowledge of *Amphioxus lanceolatus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 29 1889 pag. 365 ff.) ein Bild, welches dieses Verhalten schematisch wiedergiebt; im Texte aber bleibt es unerwähnt.

So die Zellkerne, und zwar nicht nur bei jungen, sondern auch bei erwachsenen Thieren. Dies muss ich den vielen Autoren[1] gegenüber betonen, welche in der Chorda des erwachsenen *Amphioxus* keine Kerne vorkommen lassen. Nach meinen Untersuchungen sind sie immer vorhanden; dass sie in den Zellen, nicht zwischen den Zellen (als secundäres Gebilde von Rolph) liegen, beweisen die Längsschnitte, wo sie, wenn überhaupt, immer nur im Inneren der Zellen zu sehen sind. Dass die meisten (wenn nicht alle) Zellen ihre Kerne beibehalten, ist aus ihrer Zahl auf den Querschnitten ersichtlich; wenn man sie auf Osmium- und Chromsäurepräparaten nicht deutlich oder gar nicht wahrnimmt, so erklärt sich dies damit, dass sie sich hier nur schwierig färben, man braucht aber nur stark zu tingiren, um sie zu sehen. Am besten treten sie mit Picrinsäure und Sublimateisessig hervor und lassen sich sehr gut färben. Gewöhnlich liegen auf einem Querschnitte 10—15 Kerne. Sie sind rundlich oder oval und zeigen ein stark lichtbrechendes Kernkörperchen[2]. Dies beschreibt Rolph ganz richtig. Er lässt auch um die Kerne feinkörniges Protoplasma vorhanden sein, welches sich strahlenförmig auszieht. Dies sieht man aber nicht immer; und so befindet sich auch in der Abbildung von Rolph nur um einen von 3 Kernen das Protoplasma.

Ich möchte nun zur Beschreibung jener bis jetzt räthselhaften Bildung übergehen, die von vielen Autoren als zartes, reticuläres Gewebe von der oberen und unteren Fläche der Chorda beschrieben wurde. Rolph hat es am eingehendsten untersucht, aber ich kann weder seiner Darstellung, noch seiner Deutung beistimmen. Allerdings bietet die Untersuchung dieses zarten Gewebes viele Schwierigkeiten dar: beim Schneiden zerreißt es gewöhnlich, und so gelingt es sehr selten, es unversehrt zu erhalten. Damit erkläre ich mir, dass vielfach auf der oberen und unteren Fläche der Chorda je ein Hohlraum (resp. Chordacanal) beschrieben wird, der von diesem Gewebe durchzogen ist. Auf guten Schnitten sieht man aber keinen Hohlraum, sondern auf beiden Flächen (Fig. 15 *A* und *B*) kleine blasenförmige, dicht an einander liegende Zellen (mit zarten Wänden und rundlichen Kernen), welche typische Chordazellen sind. Auch auf den zum Theil misslungenen Schnitten kann man fast immer

[1] So findet sie z. B. Lankester nur an der Oberfläche der Chorda.

[2] An Osmiumpräparaten konnte ich dieses nicht finden.

einige solche Zellen deutlich sehen, obgleich hier, wo das Gewebe zerrissen ist, auch andere Bilder zum Vorschein kommen und die Veranlassung dazu geben können, das Gewebe als reticulär zu deuten. Auch auf Sagittalschnitten zeigen sich diese blasigen Chordazellen, obgleich es hier noch schwieriger ist, das Gewebe unversehrt zu erhalten. Um darüber ganz ins Klare zu kommen, fertigte ich Horizontalschnitte in Celloidin an, und es gelang mir in der That auch auf einigen Präparaten diese Zellen mit wünschenswerther Deutlichkeit zu sehen. Darum kann ich den Befund von Kossmann, welcher einen ähnlichen Längsschnitt abbildet, nicht aber seine Schlussfolgerungen, bestätigen. Es sind wie auf den Querschnitten kleine blasige Zellen mit zarten Wänden und rundlichen Kernen (Fig. 14).

Manchmal liegt um den Kern das sich strahlenförmig ausziehende Protoplasma, manchmal ist der Kern an die Wand gedrängt. Auch beim Herauspräpariren kleiner Stücke der Chorda und bei Isolirungsversuchen konnte ich diese Blasenzellen deutlich wahrnehmen. Mithin kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Gewebe auf der oberen und unteren Fläche der Chorda echtes Chordagewebe darstellt. Wenn W. Müller und Rolph es als reticulär beschreiben, so geschieht es meiner Ansicht nach nur desswegen, weil es sehr schwierig ist, es im unversehrten Zustande zu beobachten. Da es ein Maschenwerk bildet und die Kerne oft an die Zellwände gedrängt sind, so bekommt man manchmal den falschen Eindruck, als ob sie nicht in dem Maschenraum, sondern in den Ecken des Maschenwerkes selbst gelegen wären, wie Rolph dies beschreibt. Derselbe Fehler wurde auch bei der Untersuchung der Chorda anderer Wirbelthiere einige Male begangen. Zudem sind, wie gesagt, um einige Kerne kleine sich strahlenförmig ausziehende Protoplasmahaufen gelegen, was auch den Eindruck machen kann, als ob hier strahlenförmige Zellen vorhanden wären, wie Rolph erwähnt. Dass auch Rolph die von mir beschriebenen blasigen Zellen gesehen hat, beweist eine Stelle aus seiner vorläufigen Mittheilung[1], der zufolge ihm auf einigen Bildern der Eindruck geworden ist, als ob eine einfache Schicht kleiner bläschenförmiger Zellen direct der Chordascheide anläge.

Rolph giebt an, dieses zartwandige Gewebe durchziehe manchmal den ganzen Querschnitt der Chorda. Darin kann ich ihm nicht beistimmen; es befindet sich nur auf der oberen und unteren Fläche.

---

[1] Rolph, Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. in: Sitz.-Ber. Nat. Ges. Leipzig 1875 pag. 11.

Die Fig. 4 von Rolph ist zwar ein Horizontalschnitt, aber ich kann ganz bestimmt sagen, dass er entweder die obere oder die untere Fläche der Chorda getroffen hat.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass das fragliche Gewebe nicht reticulär ist, sondern aus kleineren Chordazellen besteht, und dass an der entsprechenden Stelle kein Hohlraum (resp. Canal) vorhanden ist. Ein solcher existirt nur da, wo das Gewebe zerrissen ist; aber auch hier sieht man, wie er entstanden ist. Darum muss ich der neuesten Ansicht von Lankester entschieden widersprechen, wonach auf der dorsalen und ventralen Fläche Lymphräume (»the Intranotochordal Lymph Canals«), von kurzen Fasern durchsetzt, existiren[1]. Da in dem erwähnten Gewebe kein Hohlraum existirt, so kann eo ipso auch von Lymphräumen keine Rede sein.

Noch ein anderer Umstand, glaube ich, hat dazu beigetragen, dass diese zartwandigen Zellen bisher verkannt und statt ihrer Hohlräume mit reticulärem Gewebe beschrieben wurden. Schon W. Müller hat gefunden, dass die obere Seite der Chordascheide von paarweise gestellten Öffnungen durchbohrt ist, die sich ziemlich regelmäßig wiederholen. Er hält sie für Vorrichtungen, durch welche der Zutritt von Ernährungsflüssigkeit zur Chorda erleichtert werde. Moreau beschreibt hier nur Blindsäcke und lässt sie als Insertionsstellen für die Chordascheiben dienen. Aber Rolph hat gezeigt, dass dies in der That Öffnungen sind. Er präparirte diesen Theil der Chordascheide und sah in den Öffnungen die Enden der Fasern, welche vom Nervensystem aus hereintreten. Ich habe mich auch davon überzeugt, dass die Öffnungen keine Kunstproducte sind. Auf Querschnitten erscheinen sie gewöhnlich als abgerundete Aussackungen; auf Sagittalschnitten, wo man eine lange, durch den ganzen Schnitt ziehende Reihe von ihnen überblickt, haben sie manchmal dasselbe Aussehen, manchmal aber (je nach der Behandlungsweise) erscheinen sie als schmale trichterförmige Öffnungen, welche die Chordascheide durchbohren. Ferner sieht man vom Rückenmark aus die Fasern abgehen und sich anscheinend in die Chordascheide einsenken. Die Fasern enthalten Kerne; übrigens sind sie anderen Fasern ähnlich, die von allen Seiten aus dem Rückenmark ausgehen, sich in die bindegewebige Hülle desselben einsenken und als bindegewebige Fasern. von Rohde[2] als Stützfasern beschrieben wurden.

[1] Lankester, l. c. pag. 390.

[2] Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von *Amphioxus lanceolatus*. in: Z. Beitr. v. A. Schneider 2. Bd. 1888 pag. 169—211. 2 Taf.

Sie sind auch in Fig. 49 der Abhandlung von Rohon[1] abgebildet, werden aber darin unrichtig als ventrale Wurzelfasern beschrieben. Da zwischen dem Rückenmark und dessen Hülle ein kleiner Raum existirt, so dienen diese Fasern offenbar zur Befestigung des Rückenmarks. Auf Sagittalschnitten wird es nicht deutlich, ob sie in der That in die Öffnungen der Chordascheide eintreten, wohl aber auf Horizontalschnitten, und zwar am besten, wenn der Schnitt etwas schräg ausgefallen ist. Alsdann sieht man sie zuerst auf der oberen Fläche der Chordascheide, ferner hier und da, wie sie in die Öffnungen eintreten, endlich auf der unteren Fläche der Scheide, hart an ihr, oberhalb des erwähnten zartwandigen Gewebes. Sie verlaufen immer in der Längsrichtung des Thieres, oberhalb und unterhalb der Scheide. Darum auch erscheint die Scheide (an dieser Stelle) auf Horizontalschnitten längsgestreift. Da sie der Scheide sehr dicht anliegen, so werden sie auf Querschnitten nicht deutlich, und auch auf Sagittalschnitten an der inneren Fläche der Scheide nur dann, wenn diese zufällig sich von der Chorda abgelöst hat. Sie treten dann als längliche dünne Fasern, manchmal mit Kernen, hervor, aber nur auf der oberen Fläche der Chorda, und auch nur zwischen den erwähnten Öffnungen: nie habe ich sie auf der unteren Fläche der Chorda gesehen. Nach alledem glaube ich nicht, dass sie am Bau der Chorda betheiligt sind, kann mir auch nicht vorstellen, dass sie zur Fixirung der Chorda dienen. Da sie vom Rückenmark ausgehen, so dienen sie am wahrscheinlichsten zur Befestigung desselben. Ob sie eine andere Rolle spielen oder irgend welche andere Bedeutung haben, konnte ich bis jetzt nicht ermitteln.

Die Chordascheide ist bei *Amphioxus* wie bei den übrigen Wirbelthieren aus bindegewebigen Fasern zusammengesetzt, die concentrisch um die Chorda gehen. Im Widerspruch mit Rolph und Anderen muss ich behaupten, dass sie keine Porencanäle hat; was als solche beschrieben wird, ist lediglich der optische Ausdruck der wellenförmigen Fasern. Die Chorda von *Amphioxus* hat also die nämliche fibrilläre bindegewebige Scheide, wie die Chorda der übrigen Wirbelthiere.

Zum Schlusse möchte ich die histologische Differenzirung der Chordazellen bei der Entwicklung der Chorda von *Amphioxus*

[1] Rohon, Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. in: Denkschr. Akad. Wien 45. Bd. 1882. 64 pgg. 6 Taf.

schildern. Hatschek hat schon gezeigt, dass die Histogenese der Chorda ähnlich verläuft, wie überhaupt bei den Wirbelthieren, d. h. durch Vacuolenbildung in den Zellen. Ich kann dies nur bestätigen. Fig. 16, welche nach dem lebenden Thiere entworfen wurde, stellt die Seitenansicht der Chorda einer Larve dar. Man sieht in ihr (bei *h*) kleine Vacuolen, die immer größer werden und mit einander verschmelzen. Wie auf den Abbildungen von Kowalevsky deutlich hervortritt und auch Hatschek erwähnt, sind die größeren Vacuolen sowohl in der Seiten- als auch in der Rückenansicht der Larve länglich, also in der Richtung der Längsachse des Thieres abgeplattet — ein Umstand, der mir von großer Wichtigkeit scheint, da bei dem erwachsenen Thiere die Zellen (resp. Vacuolen) gleichfalls in der Längsrichtung des Thieres abgeplattet sind (s. oben pag. 492). Man vergleiche Fig. 16 von *Amphioxus* mit Fig. 17 von einem Embryo von *Labrax*. Man sieht, dass die Vacuolisirung der Chorda in beiden Fällen ähnlich vor sich geht: zuerst erscheinen kleine tropfenähnliche Vacuolen, die später mit einander verschmelzen. Der Unterschied beginnt erst später: bei *Amphioxus* bleiben die Vacuolen (resp. Zellen) abgeplattet (in der Seitenansicht länglich), bei den Knochenfischen (auch bei anderen Fischen) ist dies nur ein vorübergehendes Stadium, da nämlich die Zellen später die rundliche Form (Fig. 17, bei *v*) annehmen, die für die Chorda typisch ist[1].

Fig. 18 stellt zwei Querschnitte durch die Chorda einer 2tägigen *Amphioxus*-Larve dar. Die Vacuolen sind an Größe und Zahl nach den Zellen verschieden. Stets ist ein Kern vorhanden, gewöhnlich liegt er der Zellwand an. Die Umrisse der Zellen sind deutlich, und auf einem Querschnitte lassen sich 3—4 Zellen zählen. Fig. 19 zeigt zwei Querschnitte der Chorda einer etwas älteren Larve. Der Unterschied ist nur der, dass die centrale Zelle statt einiger Vacuolen nur eine einzige enthält, welche fast die ganze Zelle erfüllt: die kleinen Reste des Protoplasmas und der Kern sind an die Zellwand gedrängt. Daraus sieht man, dass die Vacuolisirung der Zellen sehr bald zu Stande kommt. Schon auf diesem frühen Stadium hat jede Zelle ihre eigene Wand (Membran), wie in der Chorda anderer Thiere.

[1] Wie ich in meiner oben pag. 483 citirten Arbeit hervorgehoben habe, sind die Chordazellen auch bei anderen Fischen in der Längsrichtung des Thieres etwas abgeplattet, aber nicht in dem Grade, wie bei *Amphioxus*. Andererseits haben bei 4—6tägigen *Amphioxus*-Larven die Chordazellen manchmal in der Seitenansicht des Thieres stellenweise die rundliche Form, wie oben für die Knochenfische dargestellt wurde (Fig. 17 *v*).

Außer diesen Wänden sind keine anderen senkrechten Scheidewände vorhanden, die als Chordaplatten gedeutet werden könnten.

Wenn man Fig. 16, 18 und 19 mit Fig. 1, 4 und 5 zusammenstellt, welche den Längs- und Querschnitt der Chorda eines viel späteren Stadiums wiedergeben, so kann man sich vorstellen, wie Entwicklung und Wachsthum der Chorda vor sich gehen. Die Zellen werden viel größer, aber sie bleiben in der Längsrichtung des Thieres stark abgeplattet. Auf der oberen und unteren Fläche der Chorda sieht man kleine Zellen (resp. Kerne) (Fig. 4 und 5), die durch Vermehrung der früheren oberen und unteren Zellen entstanden sind. Diese Zellen vermehren sich und werden zugleich durch Vacuolisirung zu den typischen großen Chordazellen. Die kleinen Zellen auf der oberen und unteren Fläche der Chorda entsprechen ihrer Bedeutung nach den Zellen, welche in der Chorda anderer Thiere Chordaepithelzellen genannt wurden; sie sind der Vorrath der so zu sagen indifferenten epithelialen Zellen, auf deren Kosten Wachsthum und Entwicklung der Chorda zu Stande kommt. Der Unterschied ist der, dass sie bei *Amphioxus* nur auf der oberen und unteren Fläche der Chorda liegen, nicht auf der ganzen Oberfläche, wie bei den übrigen Wirbelthieren. Sie sind zuerst sehr klein (Fig. 4 und 5): man bemerkt manchmal nur die Kerne, aber das scheint nur so, da der Zellkörper so klein ist, dass er in außerordentlich dünner Schicht den Kern umgiebt. Später werden sie größer (Fig. 8), erfahren die Vacuolisirung und bleiben beim erwachsenen Thiere als kleinere blasige Chordazellen auf der oberen und unteren Fläche der Chorda (Fig. 15 *A* und *B*). Daraus folgt, dass kein scharfer Unterschied zwischen den centralen größeren Chordazellen und diesen kleineren Zellen existirt. Die letzteren sind nur weniger vacuolisirt; in Fig. 15 sieht man, dass sie allmählich in die größeren Zellen übergehen.

Da ich in der historischen Einleitung die Ansichten der Autoren über die Chorda von *Amphioxus* schon eingehend dargestellt habe, so halte ich es hier für überflüssig, meine Ergebnisse mit denen meiner Vorgänger zusammenzustellen. Der Unterschied ist zu groß und ganz offenbar. Das Hauptresultat meiner Untersuchungen liegt in Folgendem: Die Chorda ist bei *Amphioxus* eben so gebaut wie bei den übrigen Wirbelthieren. Dies zeigt, dass ein so wichtiges und für alle Chordaten so typisches Organ nicht nach verschiedenen Typen gebaut werden kann, sondern immer dieselbe Structur hat.

Neapel, im Mai 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 16.

Alle Figuren mit Ausnahme von 16 und 17 sind mit der Camera Abbe gezeichnet und, wenn nicht besonders angegeben, mit Hartnack System 7 Ocular 2. — Alle Figuren mit Ausnahme von 17 geben die Chorda von *Amphioxus* wieder.

Fig. 1. Medianschnitt von einem 5 mm langen *Amphioxus* (Chromsäure, Safranin).

- 2. Medianschnitt von einem 8 mm langen *Amphioxus* (Picrinsäure, Alaun-carmin).
- 3. Medianschnitt von einem 20 mm langen *Amphioxus* (Osmiumsäure, Müller'sche Flüssigkeit, Alauncarmin).
  A. Dorsaler Theil eines Schnittes.
  B. Ventraler Theil eines anderen Schnittes.
- 4. Querschnitt von einem 5 mm langen *Amphioxus* (Chromsäure, Safranin).
- 5. Dasselbe (Picrinsäure, Boraxcarmin).
- 6. Sagittalschnitt von einem 12 mm langen *Amphioxus* (Sublimat-Eisessig, Hämatoxylin Renaut).
- 7. Ein Theil des Medianschnittes von einem erwachsenen *Amphioxus* (Müller'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin Renaut).
- 8. Querschnitt von einem 12 mm langen *Amphioxus* (Sublimat-Eisessig, Boraxcarmin).
- 9. Querschnitt von einem erwachsenen *Amphioxus* (Osmiumsäure, Platinchlorid + Chromsäure, Picrocarmin). Hartnack Syst. 3, Oc. 2.
- 10. Dasselbe (Osmiumsäure, Müller'sche Flüssigkeit, Picrocarmin). Hartnack Syst. 3. Oc. 2.
- 11. Horizontalschnitt von einem erwachsenen *Amphioxus* (Osmiumsäure, Platinchlorid + Chromsäure). Hartnack Syst. 3. Oc. 2.
- 12. Horizontalschnitt von einem 20 mm langen *Amphioxus* (Osmiumsäure, Müller'sche Flüssigkeit, Carmin Beale).
- 13. Ein Theil eines ähnlichen Schnittes wie Fig. 12. In einigen Zellen sind Kerne zu sehen.
- 14. Aus einem Horizontalschnitt durch die obere Fläche der Chorda eines erwachsenen *Amphioxus* (Müller'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin Renaut).
  a. Drei einzelne Zellen bei stärkerer Vergrößerung (Syst. 9. Oc. 2).
- 15. Querschnitte von einem erwachsenen *Amphioxus* (Osmiumsäure, Müller-sche Flüssigkeit, Boraxcarmin).
  A. Dorsale Fläche eines Schnittes.
  B. Ventrale Fläche eines anderen Schnittes.
- 16. Seitenansicht der Chorda einer 2tägigen *Amphioxus*-Larve nach dem Leben. *v* vorderes, *h* hinteres Ende.
- 17. Dasselbe von einem *Labrax*-Embryo nach dem Leben.
- 18. Zwei Querschnitte von einer 2tägigen *Amphioxus*-Larve (Flemming'sche Flüssigkeit). Hartnack Syst. 9. Oc. 2.
- 19. Zwei Querschnitte von einer 3tägigen Larve (Sublimat-Eisessig). Hartnack Syst. 9. Oc. 2.

Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi

pel

Dott. G. Cano.

Con la tavola 17.

Durante un soggiorno di più mesi nella Stazione Zoologica di Napoli, io ho fatto una serie di ricerche sull' apparecchio sessuale femminile dei Crostacei Decapodi.

Quantunque il numero dei lavori che esistono intorno a questo argomento per opera di celebri naturalisti non sia punto inconsiderevole, segnatamente per quanto concerne la forma esterna degli organi sessuali, manca tuttavia uno studio dei medesimi nell' intera serie dei Decapodi dal punto di vista morfologico; pochissimo pure esiste circa la loro struttura intima. Io ho preso quindi occasione nel corso dei miei studi di dilucidare molti punti sin ora rimasti oscuri intorno all' anatomia ed alla fisiologia degli organi interni della generazione in questo ramo d'animali articolati, e di colmare non poche lacune esistenti sulla minuta struttura di questi organi. Nel presente lavoro farò in primo luogo un esame comparativo dell'apparecchio sessuale femminile nell' intera serie dei Decapodi in rapporto coi Leptostraci, estendendo inoltre le mie considerazioni agli altri Toracostraci. Tratterò secondariamente dell' intima struttura dell' ovaio e dei suoi organi annessi.

Il terzo obietto del mio lavoro riguarderà la sede di quelle glandole, che i naturalisti Alemanni chiamano glandole del cemento (Kittdrüsen), le quali al momento della deposizione delle uova segregano quella sostanza vischiosa che, mentre procura alle medesime un involucro esterno di protezione, le fissa nella pluralità dei casi

ai peli dei pleopodi (falsi piedi dell' addome). In ultimo esporrò i risultati da me ottenuti intorno alla fecondazione.

Le mie ricerche furono estese ad un grandissimo numero di Crostacei viventi nel golfo di Napoli. Non ho però potuto esaminare alcune forme di Decapodi che non hanno dei rappresentanti nei nostri mari, quali sarebbero le forme dei gruppi: Raninidea e Lithodidea. E mi sarebbe senza dubbio tornato molto gradito poter anche io portare il mio contributo per lo studio morfologico di queste forme di incerta sede.

Ad esempio i Raninidei vengono dalla maggior parte dei sistematici, dietro l'avviso di Milne Edwards, inclusi tra gli Anomuri; mentre per de Haan, Boas e Claus non sarebbero che Brachiuri genuini, nei quali, per la ristrettezza dello sterno, l'orifizio vulvare si apre nell' articolo coxale dell' antipenultimo paio di zampe. Questa questione potrebbe essere risolta molto facilmente, tenendo conto di alcune particolarità dell' apparecchio sessuale, quali la presenza d'un receptaculum seminis comune a tutti i Brachiuri.

Non privo del tutto d'interesse sarebbe pure poter nei Litodidei constatare le medesime anomalie dei Paguridi, circa la posizione asimmetrica dei due tubi ovarici nell' addome; e ciò per meglio confermare le vedute di Boas, che il *Lithodes* non sia altro che un *Eupagurus* modificato.

Per quanto riflette poi le ricerche istologiche degli organi sessuali, io mi sono prevalso dei metodi di preparazione adottati comunemente nella Stazione Zoologica di Napoli.

Ringrazio il Dr. P. Mayer per le molteplici cure a me rivolte durante il tempo delle mie ricerche.

Napoli, Stazione Zoologica, Aprile 1890.

Introduzione storica.

Brevi frammenti sull' apparecchio sessuale femminile dei Crostacei Decapodi si incontrano nelle opere di Aristotile[1]. Egli però non conobbe effettivamente i veri organi della generazione dell' *Homarus*, ma considerò come tali i gangli nervosi della catena ventrale (giusta l'affermazione di Cavolini).

Da Aristotile sino al principio del nostro secolo, oltre le brevi

[1] Aristoteles, Thierkunde. Übers. von Jürgen Bona Meyer. Berlin 1855. pag. 457.

ed erronee considerazioni che lo Swammerdam[1] fa sull' apparecchio genitale del Paguro, nessun' altra nozione ho io potuto avere al riguardo, tranne quelle che si trovano nella memoria del Cavolini.

Cavolini[2] diede per il primo una esatta descrizione dell' apparecchio sessuale femminile di alcuni Decapodi (*Stenorhynchus*, *Eriphia*, *Pachygrapsus*, *Dromia*, *Arctus*). I risultati ottenuti da questo acuto osservatore intorno allo sviluppo dei Crostacei sono degni tuttora d'una grande considerazione. Cavolini conobbe infatti la Zoea prima di Bosc[3] e fu in qualche modo precursore del Thompson[4] nella scoperta della metamorfosi dei Crostacei. Egli infatti descrisse e figurò (p. 153, tav. II fig. 9) la larva del *Pachygrapsus marmoratus* appena uscita dall' uovo. Cavolini però non seppe trar profitto di questa sua scoperta, nè potea d'altronde dare alcun impulso alla medesima, tenendo conto delle dottrine allora predominanti sulla metamorfosi; a pag. 165 viene infatti alla conclusione, che »la razza dei granchi, appartiene alla prima classe delle trasformazioni naturali dello Swammerdamio, le cui uova cioè contengono l'animale perfetto il quale non ha bisogno di ulteriore trasformazione«.

Brevi considerazioni sull' apparecchio sessuale femminile dei Crostacei Decapodi si incontrano pure nelle opere di G. Cuvier[5].

Rathke[6] descrisse più tardi quest' apparecchio nell' *Astacus* e H. Milne Edwards[7] estendeva in seguito le ricerche ad un gran numero di Crostacei, dando notizie più particolareggiate sulla forma e sulla situazione topografica del medesimo in rapporto cogli altri organi del corpo.

Per quanto si riferisce allo studio della forma esterna di questo apparecchio, contribuirono inoltre: Delle Chiaie[8] per l'*Arctus ursus*, Carus[9] per l'*Astacus* e la *Maja*, Huxley[10] per l'*Astacus* e recentemente

[1] Bibliae naturae 1737. pag. 200.

[2] Memoria sulla generazione dei pesci e dei granchi. Napoli 1787. pag. 198 e seg.

[3] Histoire naturelle des Crustacés. Tome 1. Paris 1830. pag. 18, 19.

[4] Zoological Researches 1830.

[5] Leçons d'anatomie comparée. Paris 1809. Tome 5. pag. 188, 189.

[6] Bildung und Entwicklung des Flusskrebses. Leipzig 1829. pag. 1, 3.

[7] Histoire naturelle des Crustacés. Paris. Tome 1. 1834. pag. 165. Règne animal de Cuvier, Crustacés (Atlas). Leçons sur l'anatomie et la physiologie comparée de l'homme et des animaux. 1870. Tome 9. pag. 290—292.

[8] Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli 1841. pag. 87 (con figura nel testo).

[9] Icones Zootomicae. Leipzig 1857. Tav. 11 (le figure sono riprodotte sui lavori originali di M. Edwards e Suckow).

[10] The Crayfish. 5ª ed. London 1889. pag. 179 (con figura nel testo).

Ishikawa[1] per l'*Atyephyra compressa*. Per quanto riflette la conoscenza della minuta struttura dell' ovario contribuirono, oltre ai lavori di Rathke, Huxley ed Ishikawa sovracitati, le memorie di Leuckart[2], Lereboullet[3], Waldeyer[4] e P. Mayer[5].

1. Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile.

In tutti i Malacostraci la forma più semplice di apparecchio sessuale si incontra nella *Nebalia*.

Gli ovari[6] sono qui due tubi simmetrici, i quali dalla sesta somite del pleon s'avanzano nel torace al disotto del cuore, al disopra ed ai lati dell' intestino, e sboccano coi loro brevi condotti trasversali nell' antipenultimo anello del torace.

Indicherò col nome di lobo anteriore, quella porzione d'ovario che corre nella cavità toracica all' innanzi dell' ovidotto, e col nome di lobo posteriore la porzione residuale che s'avanza nell' addome.

Come prima differenziazione da questa forma primitiva bisogna riconoscere l'unione intima che interviene tra singole porzioni dei due tubi ovarici, sia che quest' unione si effettui con una semplice fusione, sia per mezzo di una porzione intermediaria.

L'ovario diventa quindi effettivamente un organo impari, e questa condizione, comunque si manifesti, è sempre il risultato di un pro-

---

[1] On the Development of a Freshwater Macrurous Crustacean *Atyephyra compressa* de Haan. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 25. 1885. pag. 393. Tav. 25 fig. 1.

[2] Zur Morphologie der Geschlechtsorgane. Göttingen 1847. pag. 39—43.

[3] Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse. in: Mém. Étrang. Acad. Sc. Paris Tome 17. 1862. pag. 650—669.

[4] Eierstock und Ei. Leipzig 1870. pag. 85—86.

[5] Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. in: Jena. Zeit. Naturw. 11. Bd. 1877. pag. 191, 205. — Oltre ai lavori sovracitati mi consta dalla letteratura esistere altre memorie, delle quali anche per complemento della medesima intendo presentare l'elenco, non avendo avuto l'opportunità di poterle consultare:

a) Portius, Ephemerid. Nat. Cur. Dec. Ann. 6. pag. 48.

b) Rösel von Rosenhof, Insecten-Belustigungen. 3. Bd. 1755. pag. 311.

c) Gevecke, De Cancri Astaci quibusdam partibus. 1817 (se contiene la descrizione dell' apparecchio sessuale?).

d) Suckow, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Krustenthiere. Heidelberg 1818. 1. Bd. 1. Heft.

e) Duvernoy, Fragments sur les organes de la génération de divers animaux. in: Mém. Acad. Sc. Paris Tome 23. 1850.

[6] Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems. Wien 1876. Tav. 15 fig. 4.

cesso acquisito[1], come lo si può dimostrare coi dati filogenetici[2] e coll' esame delle singole variazioni individuali[3].

Tenendo conto della modificazione sovraccennata, i Peneidi (*Penaeus. Sicyonia*) tra tutti i Decapodi presentano la condizione più semplice in rapporto al tipo primitivo della *Nebalia* (v. fig. 1).

Gli ovari anche qui sono due tubi simmetrici che dall' ultima (sesta) somite del pleon s'avanzano nel torace; posteriormente però si riuniscono in un pezzo impari che penetra sopra l'intestino retto nella base del telson: prima di entrare nel torace si riuniscono una seconda volta e ciascun ovario si estroflette lateralmente in una serie di lobuli (otto)[4], si ricongiungono una terza volta in corrispondenza della porzione pilorica dello stomaco, e nuovamente si separano in due corni divergenti che attraverso gli adduttori delle mandibole, ai lati dello stomaco, al disopra della glandola epato-pancreatica raggiungono il bordo anteriore del cavo toracico.

Gli ovidotti si separano trasversalmente dal sesto paio dei lobuli laterali e si aprono nell' orifizio vulvare situato nell' articolo basilare del sesto[5] paio di appendici toraciche.

Tra tutti i Toracostraci, questa forma primitiva di apparecchio sessuale si incontra ancora negli Stomatopodi (*Squilla*)[6]. Il processo di fusione qui interessa i due tratti dei due tubi ovarici che occupano il telson e le quattro ultime somiti del torace. Ciascun ovaio si estroflette pure lateralmente in un lobulo in corrispondenza di ciascuna somite.

A differenza dei Peneidi l'accenno alla divisione metamerica dei

---

[1] Erra quindi Gegenbaur (Manuale d'Anatomia Comparata trad. pel Dr. Carlo Emery. 1882. pag. 336), allorchè riconosce come forma fondamentale dell' apparecchio sessuale dei Crostacei una glandola unica, mentrecchè in origine è un organo duplice a simmetria bilaterale.

[2] Claus, op. cit. pag. 30.

[3] A questo riguardo io debbo far osservare, di aver parecchie volte constatato la fusione dei lobi posteriori dell' ovario dell' *Arctus ursus*, i quali ordinariamente sono separati (v. Delle Chiaie, op. cit. l. c.).

[4] Questa suddivisione in otto lobi esprime evidentemente un accenno ad una divisione metamerica di ciascun ovario in rapporto al numero delle somiti del torace, che secondo Claus deve considerarsi di otto (v. Claus, op. cit. pag. 6, 7).

[5] A scanso d'equivoci, debbo sin d'ora dichiarare, che per tutto ciò che riflette l'ontogenia di questo gruppo, io mi sono rimesso completamente alle idee di Claus (op. cit. l. c.).

[6] Grobben, Die Geschlechtsorgane von *Squilla mantis*. in: Sitz.-Ber. Akad. Wien. 74. Bd. 1876. pag. 395, 404. fig. 2.

due ovari si trova qui manifesto non solo nella porzione che sta nel torace, ma ancora in quella che s'estende nell' addome.

L'apparecchio sessuale dei Peneidi rappresenta il tipo fondamentale, al quale devono riferirsi tutte le altre forme che si sono ulteriormente modificate nell' intera serie dei Decapodi: il medesimo, al pari di quello che si osserva negli Stomatopodi, offre la condizione più bassa e la meno differenziata tra tutti i Malacostraci in rapporto all' apparecchio sessuale della *Nebalia*.

Possono intanto nei Decapodi presentarsi due forme tipiche di apparecchio sessuale totalmente diverse:

1) Nella prima la quale si trova limitata ad alcuni gruppi ben definiti di Decapodi: Talassinidi (*Gebia* e *Callianassa*), Paguridi e Sergestidi (*Lucifer*), interviene la totale scomparsa di quella porzione dei due tubi ovarici, che nei Peneidi rappresentano i lobi anteriori. Gli ovari sono qui semplici tubi che occupano esclusivamente il cavo del pleon (v. fig. 6), e gli ovidotti si aprono nell' orifizio vulvare, situato parimenti nell' articolo basilare dell' antipenultimo paio di zampe.

Gli ovari perdono intanto la loro posizione simmetrica nei Paguridi in conseguenza della torsione che subisce l'addome, e nei Sergestidi (*Lucifer*) corrono al disotto dell' intestino[1]. L'orifizio vulvare però in quest' ultimo è impari[2], in vicinanza della linea mediana dello sterno, dal lato interno delle zampe dell' ultimo paio, corrispondenti alle zampe del sesto paio degli altri Decapodi.

Io non saprei intanto giustificare questa forma eccezionale di apparecchio sessuale. La medesima può forse trovare una spiegazione nella ristrettezza della cavita toracica in questi Crostacei, di fronte allo sviluppo veramente considerevole assunto dalla restante massa somatica; per cui altri organi ancora, che nelle condizioni ordinarie sono contenuti nella cavità toracica, quali la glandola epato-pancreatica, vengono rigettati nell' addome.

È da osservare a questo riguardo, che nel *Lucifer* esiste il prolungamento oculifero, che contiene i due ciechi epato-pancreatici.

2) Nella seconda forma, la quale si trova diffusa in tutti i

---

[1] Dohrn, Über die Gattung *Leucifer*. in: Zeit. Wiss. Z. 21. Bd. 1870-71. pag. 356. Tav. 27 fig. 1.

[2] Semper, Reisebriefe aus Manila. in: Zeit. Wiss. Z. 11. Bd. 1861. pag. 106. — Brooks, *Lucifer*. A study in Morphology. in: Phil. Trans. Vol. 173. 1882. pag. 60.

restanti Decapodi, interviene una riduzione progressiva[1] di quella porzione dei tubi ovarici che nei Peneidi rappresentano i lobi posteriori. L'accenno metamerico scompare del tutto[2] e l'ovario si trova ridotto ad occupare esclusivamente la cavità toracica (v. fig. 7).

Nelle condizioni più ordinarie le porzioni residuali dei lobi posteriori si fondono in un pezzo unico, e l'ovario affetta la forma di un sacco trilobo (v. fig. 3). Questa forma si riscontra in alcuni Caridi (*Pandalus*) e negli Astacidi (*Astacus*)[3].

Un' altra forma alquanto differente si osserva del pari nei Caridi. Il processo di fusione qui interessa un breve tratto dei due tubi ovarici nel limite di mezzo circa dei lobi anteriori (*Alpheus*, *Atyephyra*)[4]. Da questa semplice fusione si differenzia a poco a poco la formazione di un pezzo impari (v. fig. 5) ed in questo modo viene a costituirsi quella forma di apparecchio sessuale che domina in tutti i restanti Decapodi.

I lobi posteriori intanto o persistono divisi (*Arctus*[5], *Brachynotus*, *Paragalene*, fig. 10), oppure riuniti in un pezzo impari (*Maja*[6], *Inachus*, fig. 8), ovvero sviluppati da un sol lato (*Pisa*, fig. 13), oppure si riducono sino a diventar rudimentali (*Dromia*) ed a perdersi del tutto (*Ilia*, *Dorippe*, *Ethusa*, *Homola*, fig. 9 e 14). Quest' ultima condizione deve riferirsi esclusivamente alla forma speciale del corpo di questi Crostacei, dove lo sterno si incurva posteriormente verso l'inserzione dorsale dell' ultimo e dei due ultimi piedi toracici, in guisa che la cavità toracica s'estende appena in corrispondenza del terzo paio di zampe.

Tra tutti gli altri Toracostraci questa forma di apparecchio sessuale si incontra nei Misidei (*Mysis*)[7].

Alla forma speciale del corpo dei Brachiuri è pure dovuto l'in-

---

[1] Questa riduzione dei lobi posteriori è realmente progressiva: nello *Stenopus* l'ovaio si estende sino alla terza somite addominale, nell' *Alpheus* sino alla seconda, nei Caridi in genere sino alla prima, nei Palinuridi ed in tutti i restanti Decapodi non oltrepassa il torace.

[2] Nell' *Alpheus* si incontra ai lati di ciascun ovario un lobo laterale che probabilmente accenna alla fusione degli otto lobuli laterali dei Peneidi.

[3] Huxley, op. cit. pag. 129 (con figura nel testo).

[4] Ch. Ishikawa, op. cit. pag. 393. pl. 25 fig. 1.

[5] Delle Chiaie, op. cit. l. c.

[6] Milne Edwards, Histoire naturelle des Crustacés. Tome 1. 1834. pl. 12 fig. 12.

[7] P. J. van Beneden, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Crustacés. in: Mém. Acad. Belg. Tome 33. 1861. pag. 51. pl. 1 fig. 8.

curvamento a ginocchio del lobo anteriore di ciascun ovario, per penetrare nella camera branchiale dello stesso lato; lo sviluppo del primo sta infatti in rapporto con quello di quest' ultima, come si può rilevare nei Partenopidi (*Lambrus*, fig. 4).

Però le maggiori differenziazioni che intervengono nell' apparecchio sessuale dei Brachiuri sono quelle riferibili non solo alla forma del corpo, ma quelle altre che debbono essere messe in rapporto con un altro fattore fisiologico, che è l'accoppiamento.

Come conseguenza dell' allargamento dello sterno[1] accade lo spostamento dell' orifizio vulvare dall' articolo coxale dell' antipenultimo paio di zampe nella sternite corrispondente.

Come conseguenza della presenza di un pene nel maschio, la vulva s' estende per costituire nelle femine un canale vaginale ed un receptaculum seminis[2].

Anche in quegli Anomuri che per la forma esterna del loro corpo si rapportano ai Brachiuri (Dromiacea), e nei quali per la presenza d'un vero pene nel maschio si riproducono evidentemente le medesime condizioni di questi ultimi, esiste un ricettacolo del seme (*Homola*, fig. 14).

Un ricettacolo del seme esiste pure negli infimi Decapodi (*Lucifer*)[3] e negli Stomatopodi (*Squilla*)[4] tra i Toracostraci.

---

[1] Devesi notare a questo riguardo, che anche nei maschi di alcuni Crostacei che hanno una forma pressochè quadrangolare (Carcinoplacidi, Ocipodidi) si verificano le medesime condizioni; il pene dall' articolo coxale del quinto paio di zampe procede attraverso un canale dello sterno e si apre nel medesimo ad una distanza corrispondente a quella che intercede tra i due orifizi vulvari della femina (v. Brocchi, Recherches sur les organes génitaux mâles des Crustacés décapodes. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 2. 1875. Art. N. 2. pag. 73).

[2] Tenendo conto della relativa lunghezza del pene nel maschio e del canale vaginale nelle femine dei Brachiuri, non che della presenza in alcuni di due ricettacoli del seme (*Portunus*, fig. 11), mi pare possa del tutto abbandonarsi la vieta denominazione, data da Milne Edwards a quest' organo, di tasca copulatrice, perocchè non serve effettivamente a ricevere l'organo copulatore. Edwards a questo riguardo (Leçons sur la physiologie etc. pag. 258) parla di un *Cancer pagurus* il quale nell' interno del receptaculum seminis portava: »un corps blanc, cylindrique et mou, qui m'a paru être la portion terminale de la verge membraneuse du mâle séparée du reste des organes sexuels«. Questo corpo molle, bianco e cilindrico però non è altro che il residuo della sostanza cementante che agglutina le uova al momento della loro deposizione, e che persiste anche in seguito sotto forma di un grumo denso e pastoso che ripete la stessa forma cilindrica del serbatoio del seme.

[3] Brooks, op. cit. pl. 9 fig. 74.

[4] Grobben, op. cit. fig. 4 ad 8.

Una forma singolare di ovario ho io trovato eccezionalmente nella *Calappa* (fig. 12): i lobi anteriori, invece di essere costituiti da semplici tubi, risultano formati da un gran numero di ciechi, che nel loro complesso ricordano l'apparecchio sessuale di alcuni Insetti (*Hydrophilus*).

Conclusioni.

a) L'apparecchio sessuale femminile dei Crostacei Malacostraci primitivamente è un organo duplice a simmetria bilaterale, il quale si trova esteso per quasi tutta l'intera lunghezza del corpo (*Nebalia*).

b) Nei Decapodi diventa un organo impari per effetto dell' unione intima che interviene tra singole porzioni dei due tubi ovarici.

c) Tra tutti i Decapodi, i Peneidi presentano la condizione più bassa e meno differenziata di apparecchio sessuale in rapporto al tipo primitivo (*Nebalia*).

d) Ai Peneidi si rapportano tutte le differenti forme nei rimanenti Decapodi, che si differenziano in alcuni colla totale scomparsa dei lobi anteriori di ciascun ovario (Sergestidi, Paguridi, Talassinidi), in tutti gli altri colla riduzione progressiva dei lobi posteriori; nei primi l'ovario occupa la cavità addominale, nei secondi quella toracica.

e) La forma del corpo influisce indubitatamente, modificando la situazione dell' ovario e spostando l'orifizio vulvare nello sterno (Brachiuri).

f) La presenza di due organi accessori per la riproduzione (vagina e receptaculum seminis), che si osserva in tutte le femine dei Brachiuri e dei Dromidei (*Homola*), si trova in rapporto colla presenza di un pene nel maschio di queste forme e quindi con un diverso modo di accoppiamento e di fecondazione.

g) Il fatto che nella *Dromia* il ricettacolo del seme si forma provvisoriamente come una semplice estroflessione del canale vaginale, soltanto in seguito all' accoppiamento, è una prova evidente che la formazione di quest' organo è successiva alla formazione del pene.

2. Struttura degli organi sessuali.

Ovario ed ovidotto.

Nella sua forma più semplice (*Nebalia*), l'ovario risulta costituito di uno stroma esterno di tessuto connettivo e di un epitelio.

Il connettivo esterno ha un' apparenza omogenea, è sottile, trasparente, con qualche nucleo nel suo interno di forma ovalare più o meno allungata.

L'epitelio è sostenuto da una membranella anista, sottilissima, pur essa trasparente, e consta di cellule piatte poligonali, con un nucleo ovale contenente nel suo interno dei minutissimi granuli.

La membrana di sostegno anista invia dei setti nell' interno del tubo ovarico e sviluppa attorno a ciascun uovo un follicolo (follicolo dell' ovario). La parete del follicolo sostiene pur essa un epitelio non punto differente da quello parietale, ed allorchè l'uovo è pervenuto a maturità, lo circonda completamente come una capsula.

In una sezione longitudinale le uova appariscono giustaposte l'uno appresso all' altro, e circondate ciascuno dal suo rispettivo follicolo: tutto il lume del tubo ovarico è occupato solamente da un uovo: però qualche sezione mostra che esiste una parte della parete differenziata per la produzione del germe. Le uova primordiali si incontrano infatti sempre dal lato interno dell' ovario e verso la superficie ventrale del medesimo (fig. 23).

La formazione di tutti gli elementi costitutivi dell' uovo (germe, vitello, chorion) ha luogo effettivamente per tutta l'estensione del tubo ovarico, come ho potuto rilevare dalle sezioni del medesimo; l'ovario e l'ovidotto non sono intanto distinti tra loro per un epitelio differenziato.

A questa forma semplicissima si può riportare nella sua struttura l'ovario dei Decapodi (fig. 30).

Anche qui esiste uno stroma esterno di tessuto connettivo sottile e d'un' apparenza omogenea (*Astacus*), che trattato coll' acido acetico (0,5 %) e colorato quindi col carminio o coll' ematossilina presenta delle linee, come accenno ad una suddivisione del medesimo in fibrille (*Callianassa*). Queste fibrille in alcuni hanno un contorno ben definito (*Dromia*), in altri no (*Maja, Pisa*). Tra i fasci del connettivo esistono dei vacuoli più o meno sviluppati nella porzione corrispondente dell' ovidotto.

I nuclei del connettivo variano considerevolmente nella loro forma, ora rotondi, ora ovali, ora oblunghi, ora in forma di bastoncello. Tra i nuclei si constatano pure delle cellule di pigmento, che in alcune specie sono molto abbondanti (*Eriphia*).

All' interno di questa zona connettivale esiste una membrana anista trasparente, che sostiene un epitelio semplice a cellule piatte poligonali, con un nucleo assai grosso, ovale, contenente nel suo interno dei minutissimi granuli. Queste cellule verso l'ovidotto diventano sensibilmente più piccole ed assumono una forma ora cubica (*Callianassa*), ora cilindrica (*Calappa*), ora piramidale (*Dromia*). mani-

festa sopratutto in corrispondenza del tratto terminale dell' ovidotto. L'ovario si distingue quindi dall' ovidotto per un epitelio differente; i limiti di divisione sono però meglio riconoscibili per la presenza d'uno stroma interno il quale occupa tutta l'estensione del tubo ovarico. Di che natura è questo stroma?

Waldeyer[1] afferma che esso sia una dipendenza del connettivo che forma la capsula esterna dell' ovario. Il medesimo però è una dipendenza della membrana di sostegno col suo epitelio: in principio circonda le uova in via di sviluppo a singoli gruppi: in seguito, allorchè queste pervengono a maturità e sono dalle uova circostanti spinte contro la parete dello stroma, questo, seguendo l'impulso ricevuto dalle uova, si addossa alle medesime e si sviluppa un follicolo dattorno (follicolo dell' ovaio, fig. 25).

Non tutti i follicoli appariscono nelle sezioni contenere uova nel loro interno, ma soltanto semplici cellule (cellule del follicolo), sferule di grasso, e globuli di massa vitellina.

Un intimo nesso sembra esistere tra tutti questi elementi e l'epitelio della parete del follicolo; e verosimilmente sono originati da quest' ultimo.

Non diversamente opina Waldeyer[2].

Il colore delle uova varia in tutta la serie dei Decapodi: ordinariamente è giallo auranzio (*Maja*), oppure verde smeraldo (*Nika*, *Pandalus*, *Penaeus*), color caffè (*Palaemon*), rosso violetto (*Ilia*), bluastro (*Eriphia*); esso si trova sempre in rapporto col colore del pigmento del corpo.

La formazione delle uova in tutti i Decapodi, che io ho potuto esaminare, ha luogo sempre nel lato interno dell' ovario. Quivi esiste una linea bianca che accenna alla sede di sviluppo delle uova primordiali. Ishikawa[3] diede impropriamente a questa zona l'appellativo di germigeno.

Nei Misidei[4] la formazione del germe si riscontra soltanto in quella porzione impari del tubo ovarico che riunisce i due lobi anteriori, mentre nei Decapodi si trova diffusa per tutta l'intera lunghezza dell' ovario.

Il massimo sviluppo dell' ovario si incontra nei Peneidi tra i Macruri, mentre nei Talassinidi e Paguridi l'ovario rappresenta un

[1] Op. cit. pag. 85.
[2] Op. cit. l. c.
[3] Op. cit. l. c.
[4] P. J. van Beneden, op. cit. l. c.

terzo circa della lunghezza dell' intero tubo sessuale; il resto è propriamente un ovidotto; nei Brachiuri l'ovidotto si riduce talmente da scomparire quasi del tutto (*Maja*), e v'esiste allora un brevissimo tratto rivestito di epitelio cilindrico, che accenna alla presenza del medesimo (fig. 22, *od*).

In tutti i Macruri e nei Paguridi l'ovidotto si continua direttamente nella vulva, mentre nei Brachiuri e nei Dromidei si continua col canale vaginale, e si apre nel medesimo verso l'orifizio di sbocco del receptaculum seminis.

Vulva, vagina e receptaculum seminis.

In tutti i Crostacei Macruri e nei Paguridi in continuità dell'ovidotto esiste un brevissimo tratto di tubo terminale, rivestito di un epitelio chitinogeno, il quale manifesta una diretta continuità coll' epitelio epidermoidale. Questa porzione terminale del tubo sessuale viene dagli autori indicata col nome di vulva, e l'orifizio di sbocco della medesima col nome di orifizio vulvare (fig. 28, *vu*).

In tutti i Crostacei sovracitati è questo l'unico organo che si presenti risultante da un' introflessione dell' ectoderma.

Nei Dromidei e Brachiuri la vulva s'estende per costituire un canale vaginale. Questo in principio non è da essa differente, e presenta al pari della medesima uno strato esterno di tessuto connettivo, con nuclei ovali od in forma di bastoncello, uno strato medio composto di due fasci di fibre muscolari striate longitudinali, ed uno strato interno risultante di una membrana senza struttura e d'un epitelio chitinogeno. Nel limite estremo del canale vaginale, esiste inoltre un altro fascio di fibre muscolari striate annulari, che forma attorno all' orifizio di sbocco del receptaculum seminis una specie di sfintere (fig. 21, *d*).

In seguito (*Maja*), mentre la vulva conserva la sua struttura primitiva, la vagina al contrario presenta le medesime condizioni del receptaculum seminis.

È da osservare però che lo strato delle fibre muscolari striate si perde tanto nella prima, quanto nella seconda (fig. 22).

In tutti i Brachiuri e nei Dromidei (*Homola*), la vagina si estroflette verso il suo estremo superiore per formare un receptaculum seminis. Questo rappresenta effettivamente un diverticolo saccato del canale vaginale, ora in forma di sacco sferico (*Calappa*), ora cilindrico (*Maja*), ora reniforme (*Ilia*).

Non offre dappertutto uno sviluppo simmetrico (*Xantho*), è note-

volmente ampio al momento della deposizione delle uova, mentre negli altri periodi subisce una forte riduzione. È semplice in quasi tutti i Brachiuri, duplice nei Portunidi (*Portunus, Carcinus*). Alcune volte sembra mancare del tutto (*Dromia*), e si sviluppa dopo l'accoppiamento come una breve estroflessione del canale vaginale[1].

Sezionando a fresco il receptaculum, si trova nel suo interno una poltiglia d'un colore bianchiccio, che si scioglie in acqua e precipita in alcool. Questa poltiglia trattata coll' acido acetico presenta al microscopio un detrito composto di elementi cellulari in dissoluzione, granuli lucenti di differenti dimensioni, nuotanti in una sostanza semifluida vischiosa, la natura della quale io non ho potuto determinare. In mezzo a questo detrito si osserva una quantità considerevole di elementi spermatici, spermatofori e spermatozoi (Strahlenzellen Kölliker, Samenkörperchen Grobben).

Nelle preparazioni questa sostanza si rapprende in un grumo solido d'una durezza quasi lapidea, che oppone una forte resistenza alle sezioni col microtomo; essa non si colora affatto col carminio, mentre vengono intensamente colorati i corpuscoli seminali.

La medesima persiste anche dopo la totale deposizione delle uova, però in minore quantità, ed allora si condensa sotto forma di un grumo pastoso che si elimina colla successiva muta.

Il receptaculum seminis esaminato in sezione (fig. 22, *rs*) offre uno strato esterno di tessuto connettivo con nuclei ovali o rotondi, ed un epitelio stratificato, il quale mostra tre distinte zone di coloramento sia col carminio boracico, che coll' ematossilina e col nitrato d'argento. La zona esterna, che si colora molto intensamente, è costituita di cellule in via di accrescimento, e di una abbondante sostanza intercellulare, che verso lo strato più interno si riduce progressivamente sino a scomparire del tutto nella zona cellulare successiva. Queste cellule in principio hanno un diametro di 7 a 10 μ, in seguito diventano più grosse (14 a 16 μ) ed a contorno irregolare, e presentano allora nel nucleo uno o due nucleoli; il loro accrescimento

[1] Per lungo tempo io ho portato la mia attenzione sulla *Dromia vulgaris*, e sempre ho dovuto constatare nella medesima la mancanza d'un vero serbatoio del seme. Questo però si forma provvisoriamente come semplice estroflessione della vagina in seguito all' accoppiamento. Questo ricettacolo provvisorio contiene soltanto spermatozoi, e non funziona da glandola di cemento. Queste invece nella *Dromia* si incontrano nei medesimi luoghi che nei Macruri (pezzi epimerali). La *Dromia*, avendo un vero pene, tende quindi ad acquistare una condizione di cose (receptaculum seminis e vagina) che si è manifestata di fatto tra i Dromidei stessi nell' *Homola* ed in tutti i Brachiuri.

sta in rapporto inverso colla quantità della sostanza intercellulare che le circonda.

La seconda zona o media, che si colora meno intensamente della prima, comprende 12 a 16 strati di cellule in via di proliferazione, che manifestano una diretta dipendenza da quelle della zona precedente. Queste cellule hanno in principio una forma cubica, che nello strato successivo diventa fusiforme ed in seguito poligonale. Il loro contenuto è omogeneo; il nucleo ovale o rotondo presenta delle forme cariocinetiche (diastro).

La zona interna che si colora un poco più intensamente della seconda, ma meno della prima, è composta di cellule in via di disfacimento. I contorni tra le singole cellule si vanno mano mano perdendo, il contenuto prima omogeneo diventa granuloso, i granuli o si dispongono a reticolo attorno al nucleo nell' interno del corpo cellulare oppure si rapprendono in un piccolo blocco amorfo bianchiccio, finchè, arrivate alla superficie, le cellule si avvizziscono e si disfanno completamente (fig. 22).

Tutto l'epitelio progressivamente si distrugge, sicchè, avvenuta la totale deposizione delle uova, il receptaculum offre appena uno o due strati di cellule di forma irregolare, tapezzate internamente da uno strato limitante di chitina (fig. 21).

Questo strato di chitina si elimina nella successiva muta che precede l'accoppiamento; il receptaculum entra allora in nuova attività secretiva, il suo epitelio prolifera e si riproducono quindi successivamente quelle fasi di metamorfosi cellulare sovraccennate.

Quale importanza ha quest' epitelio?

Esso è evidentemente un epitelio di secrezione. La sostanza segregata in grande abbondanza nel massimo periodo di attività cellulare allo stato fluido si solidifica, allorchè segregata in scarsa quantità, e forma uno strato interno chitinoso che si continua direttamente con quello che tapezza il canale vaginale e la vulva.

Questa sostanza segregata è probabilmente chitina allo stato fluido e resiste all' azione della potassa.

Per la funzione vedi in appresso a pag. 520.

Conclusioni.

a) L'ovario e l'ovidotto istologicamente risultano costituiti di uno stroma esterno di tessuto connettivo e di uno strato interno epiteliare.

b) L'ovario si distingue dall' ovidotto, oltre che per una diversità

nell' epitelio, anche per la presenza d'uno stroma interno proveniente dalla membrana di sostegno col suo epitelio.

c) La formazione delle uova in tutti i Decapodi ha luogo sempre dal lato interno dell' ovario e per tutta l'estensione in lunghezza del medesimo.

d) In tutti i Macruri e nei Paguridi la vulva è l'unico organo dell' intero apparecchio sessuale di provenienza ectodermale.

e) Nei Dromidei (*Homola*) e nei Brachiuri l'ectoderma si introflette per formare ancora un canale vaginale ed un serbatoio del seme.

f) Il receptaculum seminis è un diverticolo saccato del canale vaginale.

g) La sostanza segregata dal receptaculum seminis verosimilmente è chitina allo stato fluido.

3. Glandole del cemento.

Un problema non ancora del tutto risolto nei Crostacei Decapodi riguarda la sede di secrezione di quella sostanza vischiosa, che agglutina le uova al momento della loro deposizione, per fissarle nella pluralità dei casi ai peli dei pleopodi.

Cavolini[1] sosteneva che le uova portassero questo glutine sin dalla matrice: il qual glutine (così si esprime a pag. 161) »viene forse allungato da quella gomma che contiensi nelle indicate vesciche[2], questa pania nell' acqua fila, e filando si intorticcia intorno ai peli degli interiori rami delle barbe della coda e così aggrovigliate le uova formano un masso di cui ogni porzioncella rappresenta un grappolo«.

Più tardi Rathke[3] nulla di preciso esprime a questo riguardo nell' *Astacus* ed accenna agli organi genitali come sede probabile di secrezione della sostanza che agglutina le uova. Ed Erdl[4] afferma in seguito che in quei Crostacei, nei quali l'ovidotto è relativamente corto (*Maja*), esiste un sacco a pareti assai spesse: le uova

[1] Op. cit.

[2] Come si rileva da questa espressione, Cavolini per il primo accennò al receptaculum seminis, come sede probabile di secrezione della sostanza cementante delle uova; è falso quindi quanto asserisce Milne Edwards (Ann. Sc. N. Tome 24 1832. pag. 304) che Cavolini avesse segnalato l'esistenza del receptaculum seminis, senza dir nulla relativamente alle sue funzioni.

[3] Op. cit.

[4] Entwicklung des Hummereies. München 1843. p. 11.

dall' ovario arrivate all' imboccatura di questo sacco si circondano della sostanza vischiosa in esso contenuta; mentre in quelli, nei quali l'ovidotto è abbastanza lungo (*Homarus*), questo è sufficiente a produrre tutta la sostanza in questione.

Non v'ha dubbio che anche l'Erdl abbia voluto accennare al receptaculum seminis. Anche Milne Edwards[1] opina che sia l'ovidotto l'organo secretore della sostanza che procura un secondo involucro all' uovo.

Lereboullet[2] ritiene invece, che questa sostanza vischiosa nell'*Astacus* sia segregata dalle cellule della molle cuticola, che riunisce i diversi segmenti del pleon; essa secondo Lereboullet non esiste che al periodo di deposizione delle uova, si deve quindi riguardarla quale risultato della secrezione d'una specie di glandola transitoria.

Braun[3] riconobbe finalmente i veri organi secernenti nell' *Astacus*: essi risultano costituiti da numerose glandole otricolari, esistenti nei pezzi epimerali, e nella base delle lamine laterali del telson. Nulla però sa dire relativamente alla sede delle glandole del cemento nei rimanenti Decapodi.

P. Mayer[4] nell' *Eupagurus Prideauxii* ha constatato l'esistenza di un grumo di questa sostanza glutinosa nell' espansione labriforme

---

[1] Histoire des Crustacés. 1834. Tome 1. pag. 177.

[2] Op. cit. pag. 676.

[3] Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung etc. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 2. Bd. 1875. pag. 135, 137 e: Zur Kenntnis des Vorkommens der Speichel- und Kittdrüsen bei den Decapoden. ibid. 3. Bd. 1876—77. pag. 471—479. In quest' ultimo lavoro Braun accenna alla presenza di alcune glandole esistenti in alcuni Decapodi (*Pagurus* e *Pilumnus*) nei pleopodi, in altri (*Eriphia*) nella superficie inferiore dell' addome, le quali egli considera come glandole di cemento.

Se queste glandole abbiano però realmente quest' importanza, io non saprei risolvere. Esse non si incontrano costantemente e sono sempre assai più piccole delle vere glandole del cemento; in alcuni generi intanto (*Typton spongicola*) sono però abbastanza sviluppate.

Tenendo conto che le glandole del cemento esistono primitivamente (*Nebalia*) localizzate nei pleopodi, che in seguito (Macruri) dall' articolo basilare di questi s'estendono nella superficie interna dei pezzi epimerali corrispondenti e rimangono esclusivamente limitate a questa superficie (*Nika, Palaemon*), considerando che in quei Decapodi nei quali non vi sono epimeri sviluppati (*Callianassa, Stenopus*) persistono nei pleopodi; è da credere che la presenza di glandole nei pleopodi in quei Decapodi Brachiuri, nei quali esiste un organo specificato per la secrezione del cemento (receptaculum seminis), debba mettersi in rapporto con una condizione primitiva; e che queste glandole possano tuttora avere una importanza sebbene secondaria nel segregare la sostanza che agglutina le uova.

[4] Op. cit. pag. 207.

anteriore del pleon, non ha potuto però riconoscervi nessun organo specifico di secrezione. Recentemente Ishikawa[1] nulla esprime di preciso a questo riguardo per l'*Atyephyra compressa*.

La più grande difficoltà che si incontra nella ricerca di queste glandole, sta nel fatto che, avvenuta la totale deposizione delle uova, esse subiscono tale riduzione nei loro elementi cellulari, che riescono appena distinti i loro orifizi di sbocco (previo trattamento dei pezzi con potassa, alcool ed acido picrico). Questi orifizi sono sempre più piccoli di quelli che si osservano alla base dei peli in seguito alla loro caduta, e non presentano mai il doppio contorno di questi ultimi. Tuttavia difficile è distinguere l'orifizio di sbocco d'una di queste glandole da quello di un piccolo pelo caduto, e solo nei Paguridi ciò è possibile, come dirò in appresso, per la disposizione caratteristica di esse (fig. 29).

Il massimo sviluppo di queste glandole si osserva al momento in cui nella femina avviene la muta che precede l'accoppiamento.

Esse allora appariscono come altrettanti organi otricolari (*Nika*), i quali offrono posteriormente una dilatazione ad ampolla ed anteriormente si aprono con un piccolo orifizio in vicinanza d'un pelo (fig. 20). Esaminate in sezione le medesime risultano costituite di una tunica esterna di tessuto connettivo e di un epitelio semplice a cellule piramidali, con una base poligonale rivolta all' esterno, e con raggio centripeto verso il lume del tubo glandolare (fig. 17). Queste cellule hanno un contenuto granuloso, con granuli di differenti dimensioni, disposti in una zona reticolata attorno al nucleo: questo è rotondo od ovale e contiene nel suo interno uno o due nucleoli (fig. 26). La sede di queste glandole varia nell' intera serie dei Decapodi.

Nei Caridi che io ho potuto esaminare (*Nika*, *Alpheus*, *Pandalus*, *Palaemon*) esse si trovano disseminate lungo la faccia interna dei pezzi epimeriani, e nella superficie ventrale delle lamine laterali del telson.

Nei Peneidi (*Penaeus*, *Sicyonia*) esse si trovano nelle medesime località, sono però delle glandole risultanti dall' addossamento di quattro otricoli, che possiedono quattro distinti orifizi di sbocco, l'uno in vicinanza dell' altro (fig. 18). È degno di particolare attenzione il fatto, che lo *Stenopus* per la sede delle glandole del cemento si separa totalmente dal gruppo dei Peneidi. Esso possiede glandole

---

[1] Op. cit. pag. 406.

otricolari composte, seriate lungo l'articolo basilare e le lamine terminali dei pleopodi (fig. 19). Questo fatto deve indubitatamente esser messo in rapporto colla circostanza, che lo *Stenopus* non possiede pezzi epimerali quali duplicature del tegumento in forma di lamelle larghe, circostanza questa che si ripete tra i Macruri nei Talassinidi (*Gebia* e *Callianassa*), dove si constata una medesima disposizione circa la sede delle glandole del cemento.

Negli Astacidi (*Astacus*) e nei Palinuridi (*Arctus*) le glandole del cemento si incontrano nelle medesime località; ed al momento del loro massimo sviluppo s'estendono lungo i bordi di ciascuna somite e sull' articolo basilare dei pleopodi. Per quanto si riferisce agli Anomuri del gruppo Galatheidea[1] (*Galathea, Porcellana*) ed Hippidea (*Hippa, Remipes*), la sede di queste glandole è la stessa.

Nei Paguridi le glandole si incontrano diffuse a gruppi di 12 a 16 immediatamente al disotto dell' epidermide, che riveste la superficie ventrale e quelle laterali del pleon, nell' espansione labriforme anteriore, ed in vicinanza dei pleopodi. Gli orifizi di sbocco di queste glandole si trovano attorno ad un grosso pelo (fig. 29).

Nei Dromidei la *Dromia* possiede le glandole nei pezzi epimerali, mentre nell' *Homola* ed in tutti i Brachiuri esiste il receptaculum seminis che funziona da glandola di cemento. Probabilmente il ricettacolo del *Lucifer* serve al medesimo scopo.

Quale ufficio ha intanto la sostanza segregata dalle glandole del cemento? Essa in primo luogo serve per fissare le uova ai peli dei pleopodi.

---

[1] È da notare a questo riguardo che, tenendo conto di alcune particolarità nell' organizzazione dei Litodidei, quali la mancanza d'un vero pene, da mettersi in rapporto senza dubbio coll' assenza d'un receptaculum seminis e d'un canale vaginale, la sede delle glandole del cemento molto verosimilmente esisterà nei medesimi luoghi dei Galateidei ed Ippidei. Il gruppo Anomala rimarrebbe quindi ben definito giusta il concetto di Boas e limitato ai gruppi Hippidea, Galatheidea, Paguroidea.

I Raninidei secondo Duvernoy hanno un vero pene, e perciò molto probabilmente esisterà una vagina ed un receptaculum seminis. Ciò darebbe ragione al Boas, che i Raninidei sieno dei Brachiuri genuini.

Il gruppo Dromiacea si ravvicina ai Brachiuri per la presenza d'un pene, d'una vagina e d'un receptaculum seminis, permanente quest' ultimo in alcuni (*Homola*), provvisorio in altri (*Dromia*); esso però conviene meglio coi Macruri, per la sede dell' orifizio vulvare, per i rudimenti del telson e per la forma della Zoea. Il gruppo Dromiacea ben può quindi stare quale gruppo di dubbia posizione (v. Boas, Studier over Decapodernes Slägtskabsforhold. in: Vid. Selsk. Skrifter Kjöbenhavn (6) 2. Bd. 1880. pag. 160).

Nell' *Astacus* questa fissazione accade secondo Lereboullet[1] nel modo seguente. La femina ripiega l'addome in modo che i pezzi epimerali rimangono applicati gli uni contro gli altri, la coda quindi si estende a ventaglio: nello stesso tempo cola un liquido vischioso che agglutina i peli delle diverse somiti e della coda: viene in questo modo a costituirsi una completa camera incubatrice. Le uova, uscendo dall' ovidotto, cadono in questo mezzo vischioso e, mentre tendono a portarsi in basso per il proprio peso specifico, la femina loro imprime colla coda dei leggeri movimenti di ballottamento; per cui solidificandosi la sostanza vischiosa sovraccennata, le uova rimangono aderenti ai peli dei pleopodi o mediante un esile peduncolo o mediante una espansione laminare più larga.

In un modo non punto differente ho io potuto osservare la deposizione delle uova in alcuni Brachiuri (*Pisa*, *Ilia*, *Maja*). Le uova uscendo dall' orifizio vulvare aderiscono in principio alla superficie dello sterno; la femina allora distende l'addome e vi fa penetrare una certa quantità di acqua; nello stesso tempo agita i pleopodi, per cui le uova vengono dallo sterno ad impigliarsi tra i peli del ramo interno di quelli, mentre il ramo esterno le mantiene in continua agitazione.

Nei Palinuridi e negli Astacidi le uova vengono intanto fissate al peduncolo del ramo interno dei pleopodi, mentre nei Caridi aderiscono ai peli della superficie ventrale del pleon, oppure ai peli dell' articolo basilare dei pleopodi. Il quinto pleopode non fissa uova, nella quale condizione convengono pure i Talassinidi (*Gebia*, *Callianassa*). Nello *Stenopus* le uova vengono agglutinate in una massa al disotto del ventre, la quale aderisce ai peli dell' articolo basilare, ed a quelli esterni dell' esopodite delle prime quattro paia di pleopodi. Eccezionalmente il *Lucifer*[2] fissa le uova in vicinanza dell' ultimo paio dei piedi toracici, in corrispondenza dell' orifizio di sbocco del receptaculum seminis.

Le condizioni della fissazione delle uova si perdono del tutto in alcuni Peneidi (*Penaeus*, *Sicyonia*). Queste condizioni sono però realmente andate perdute, oppure non furono mai acquisite?

Se si considera che molti Copepodi pelagici[3], i quali per la libertà dei loro movimenti, non possono sopportare il grave peso delle uova,

---

[1] Recherches sur le mode de fixation des œufs aux fausses pattes etc. in: Ann. Sc. N. (4) Tome 14. 1860. pag. 359—378. Tav. 17.

[2] Brooks, op. cit. l. c.

[3] Questa particolarità mi venne comunicata dal Dr. Giesbrecht.

le abbandonano sul mare, e se si tiene conto che in questi ultimi non esistono glandole di cemento, mentre al contrario persistono nei detti Peneidi, è da credere che le condizioni della fissazione delle uova si sieno in questi ultimi perdute.

Perchè intanto non fissano le uova nè questi Peneidi nè gli Stomatopodi?

La risposta per gli ultimi è facile: perchè i pleopodi sono diventati organi portatori di branchie. Per i Peneidi non trovo altra ragione plausibile, che l'ammettere un' impossibilità a poter formare una camera incubatrice, che io ritengo condizione indispensabile per la fissazione delle uova.

Molti Crostacei hanno per vero organi speciali d'incubazione (*Mysis*, Isopodi). Nei Brachiuri l'addome ridotto quasi ad un' appendice del corpo può, ripiegandosi al disotto, formare coll' escavazione rispettiva dello sterno una camera incubatrice che in taluni gruppi (Leucosiadae) è ermeticamente chiusa.

Non così però nei Paguridi, e Milne Edwards[1] fa giustamente osservare a questo riguardo che l'addome in ragione del suo sviluppo non può ripiegarsi sul torace, e ciò non ostante le uova rimangono sospese ai peli dei pleopodi i quali sono sviluppati soltanto da un lato. P. Mayer[2] ha però fatto conoscere che, se si toglie la conchiglia ad un Paguro, allorchè sta per deporre le uova, queste cadono al suolo. La conchiglia adunque nei Paguridi serve da camera incubatrice, e lo sviluppo unilaterale dei pleopodi unitamente alla torsione dell' addome (che manca nelle forme larvali [Zoea], ma che diventa tosto acquisito nei Paguri pelagici, come ho avuto parecchie volte occasione di osservare) sono evidentemente la conseguenza dell' adattamento alla vita nella conchiglia.

Portando l'attenzione dagli Anomuri sui Macruri (Palinuridi ed Astacidi), la formazione d'una camera incubatrice qui s'intende facilmente, tenendo conto dello sviluppo dei pezzi epimerali: e d'altronde le osservazioni dirette al riguardo tolgono evidentemente ogni dubbio.

Lo stesso si può dire per tutti quei Caridi, i quali per effetto dell' articolazione della terza e quarta somite presentano persistentemente l'addome incurvato. Boas fondandosi su questo carattere precipuo definì queste forme col nome di Eukyphotes, cioè crostacei con addome gibboso.

---

[1] Leçons sur la physiologie etc. Tome 9. pag. 253.

[2] Op. cit. pag. 207.

Lo *Stenopus*, che pel complesso della sua organizzazione è un Peneide, è pur esso come forma di transizione un Eukyphote, nel senso cioè che presenta un addome gibboso.

In tutti gli Eukyphotes, tenendo conto dello sviluppo dei pezzi epimerali, segnatamente di quelli della seconda somite, i quali si sovrappongono nei margini laterali alle due somiti circostanti, la formazione d'una camera incubatrice si comprende del pari: mentre nei Peneidi (*Penaeus* e *Sicyonia*), dove lo sviluppo dei pezzi epimerali è pressocchè nullo, la formazione d'una camera incubatrice s'intende difficilmente.

Si può intanto a questo obiettare, che i Talassinidi (*Gebia*, *Callianassa*) e lo *Stenopus* non hanno epimeri sviluppati. Ma a ciò si può rispondere che eccezionalmente in questi Crostacei le glandole del cemento esistono sui pleopodi, e la femina può, ripiegando l'addome, fissare le uova ai peli dei medesimi. Del resto molto probabilmente, per giustificare la perduta facoltà dei Peneidi di fissare le uova, intervengono altre condizioni tuttora ignote.

La sostanza del cemento serve intanto non solo a fissare le uova nella pluralità dei casi ai peli dei pleopodi, ma anche procura alle medesime un involucro esterno di protezione.

Quanti involucri possiede adunque l'uovo?

Rathke[1] afferma, che nell' uovo dell' *Astacus*, oltre ad una membrana vitellina interna (Dotterhaut) ed un chorion (Lederhaut), esiste un involucro esterno che circonda l'uovo come una borsa e sopporta un peduncolo che serve per fissarlo ai peli delle zampe. Erdl[2] per l'*Homarus* riconosce pure tre involucri dell' uovo, cioè uno esterno per la fissazione, uno medio per la protezione, ed uno interno corrispondente alla membrana vitellina degli altri animali. Lereboullet[3] sostiene invece, che l'uovo dell' *Astacus* nell' ovario possiede un solo involucro vitellino, allorchè si trova aderente ai peli dei falsi piedi ne possiede due: uno esterno di sostegno ed un chorion (coque), il quale non è altro che la »membrane vitelline qui s'est considérablement épaissie«: più tardi si forma attorno al vitello »une membrane vitelline de seconde formation«. Dohrn[4] per il *Palinurus* ammette che all' interno del chorion esista una membrana vitellina (Dotter-

[1] Op. cit. pag. 6, 8.

[2] Op. cit. pag. 14.

[3] Op. cit. pag. 676—677.

[4] Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870. pag. 260.

haut) strettamente aderente alla prima, ma che si riconosce facilmente al momento in cui si sprigionano le larve. Recentemente Reichenbach[1] nell' uovo dell' *Astacus* allo stadio di blastosfera distingue oltre ad un chorion esterno, e ad una membrana blastodermica interna, uno speciale involucro che riveste l'uovo soltanto in corrispondenza del polo di questo che sopporta il peduncolo.

La confusione che regna nei diversi autori al riguardo consiste appunto, come ha ben fatto rilevare P. Mayer[2], nella diversità del linguaggio adottato.

Ritenendo con van Beneden[3] il nome di membrana vitellina per quella membrana la quale »doit être considérée come représentant la membrane cellulaire de la cellule-oeuf«, e riserbando il nome di chorion »à toute membrane anhiste, formée par voie de sécrétion par les cellules épithéliales de l'ovaire ou de l'oviducte, et destinée à servir d'enveloppe à un oeuf arrivé à maturité«, s'intende che l'uovo dei Decapodi arrivato a maturità nell' ovario non sia circondato da una vera membrana vitellina, ma da un chorion[4], poichè il medesimo è formato dalle cellule epiteliari dei follicoli ovarici.

Il chorion è una membrana anista, estensibile, elastica, la quale osservata a forte ingrandimento offre un doppio contorno con numerose striature trasversali, come espressione probabile di poro-canali. Allorchè l'uovo esce dall' ovario, si forma attorno al medesimo un secondo involucro che viene fornito dalle glandole del cemento. Che questo secondo involucro non sia limitato al polo dell' uovo che sopporta il peduncolo, come ha asserito il Reichenbach, lo si può sempre dimostrare, trattando l'uovo con sublimato bollente. L'involucro esterno si dilata allora enormemente, mentre la massa vitellina rapidamente si condensa; se allora si immerge l'uovo in alcool a 90%, il chorion si distacca per addossarsi alla massa vitellina; in questo modo si può riconoscere che l'involucro esterno è un involucro totale.

Più decisiva però è la seguente osservazione. Si esaminino le uova al momento, in cui si sprigionano le larve; l'involucro esterno diviso in due metà simmetriche aderisce ancora ai peli dei pleopodi per mezzo del peduncolo, col quale forma un tutto continuo; tra

---

[1] Zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. in: Abh. Senckenberg. Nat. Ges. Frankfurt 14. Bd. 1886. pag. 5—6.

[2] Op. cit. pag. 198.

[3] Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles. 1870. pag. 229.

[4] Op. cit. pag. 142.

queste metà si incontra un secondo involucro che è il chorion, irregolarmente aperto; nell' interno del medesimo si veggono qualche volta aderenti i residui di un terzo involucro. Esaminando però a questo punto le larve, alcune presentano distese tutte le apofisi dello scudo (Zoea dei Brachiuri), altre al contrario le presentano ripiegate sotto una cuticola sottile e trasparente che, come ben si conosce, si elimina colla prima muta.

Lo stesso risultato si può raggiungere, provocando con due aghi sottili la rottura d'un uovo, ove la larva sia pervenuta a maturità.

Questa terza membrana che ora presenta dei residui aderenti all' interno del chorion, ora circonda completamente come membrana di inviluppo la Zoea nella sua prima fase postembrionale, non è altro che la membrana blastodermica.

Il chorion intanto sin dal primo momento che è sortito dall' orifizio vulvare è divenuto chitinoso e resiste all' azione della potassa. Io stesso ho potuto parecchie volte fare questa esperienza sulle uova di diversi crostacei (*Maja, Pisa, Ilia*); al momento della loro deposizione lo strato esterno formato di tanti granuli agglutinati si potè isolare completamente, il chorion era divenuto più spesso ed avea perduto la sua primitiva elasticità.

Questa circostanza è dovuta verosimilmente alla natura della sostanza cementante, la quale molto probabilmente non è altro che chitina allo stato fluido, essendo segregata da organi di provenienza ectodermale, la quale in un dato periodo della loro attività si solidifica, formando uno strato limitante interno che si elimina colla muta.

Conclusioni.

a) La sede delle glandole del cemento si incontra, in quasi tutti i Crostacei Macruri, immediatamente al disotto dell' epidermide che riveste la faccia interna dei pezzi epimerali e la superficie ventrale delle lamine laterali del telson.

b) Fanno una eccezione i Talassinidi e lo *Stenopus*, ove le glandole del cemento esistono localizzate esclusivamente nei pleopodi.

c) Nei Paguridi esse si trovano disseminate in gruppi di 12 a 16 su tutta la faccia ventrale e su quelle laterali del pleon, in vicinanza dei pleopodi e nell' espansione labriforme anteriore.

d) Nei Dromidei (*Homola*) ed in tutti i Brachiuri il receptaculum seminis funge da glandola di cemento.

e) La fissazione delle uova nei Brachiuri ed Anomuri ha luogo sempre sui peli del ramo interno dei pleopodi, nei Palinuridi ed

Astacidi ai peli del peduncolo di questo ramo, nei Caridi ai peli del ventre ed a quelli dell' articolo basilare delle quattro prime paia di pleopodi, nel *Lucifer* in vicinanza dell' ultimo paio delle appendici toraciche.

f) La ragione della non fissazione delle uova in alcuni Peneidi deve molto probabilmente ricercarsi nell' impossibilità di poter questi formare una completa camera incubatrice al momento della deposizione delle uova.

g) La persistenza in tutti i Macruri delle glandole del cemento nelle lamine laterali del telson, che morfologicamente rappresentano i pleopodi del sesto paio, ed il fatto che primitivamente (*Nebalia*) ed eccezionalmente negli stessi Decapodi (*Stenopus*, *Callianassa*) queste glandole si incontrano anche negli altri pleopodi, induce a credere che le glandole del cemento sieno »Beindrüsen« modificate.

h) I Brachiuri ed i Dromidei (*Homola*) dal punto di vista della sede delle glandole del cemento (receptaculum seminis) si rapportano a quegli Insetti, ove esiste una glandola del guscio; mentre i Macruri e sopratutto i Paguridi, ove queste glandole sono disseminate sul ventre, offrono una condizione di cose che si trova nel suo più alto grado espressa negli Anellidi.

i) L'uovo dei Decapodi pervenuto a maturità nell' ovario presenta in principio un solo involucro (chorion) che diventa più tardi chitinoso; in seguito si forma un secondo involucro all' esterno che viene prodotto dalle glandole del cemento; in ultimo si forma l'involucro interno blastodermico.

4. Fecondazione.

Dove avviene la fecondazione nei Crostacei Decapodi? Ed anzitutto come accade l'accoppiamento?

Prescindendo dalle erronee notizie di Aristotile e di Plinio a questo riguardo, perocchè le medesime non poteano fondarsi sopra osservazioni dirette, il primo che abbia osservato l'accoppiamento nei Decapodi, fu Cavolini.

Cavolini racconta di aver un giorno sorpreso due Paguri, nei quali il maschio riteneva la femina coi due artigli pieghevoli introdotti nelle caruncole delle vulve; conchiude quindi che »i granchi copulandosi faccia a faccia e non avendo membro sporto in fuori tale che nel corpo dell' altro possa introdursi, . . . le uova vengono fecondate uscite dal materno seno, allorchè la loro buccia è molle

e tenerissima«. Milne Edwards[1] ammette che in tutti i Crostacei provvisti d'un receptaculum seminis, la fecondazione abbia luogo »au fur et à mesure de leur passage au dehors«; nei Macruri, mancando al contrario un vero accoppiamento, la fecondazione deve aver luogo per effetto della »projection de la liqueur spermatique sur les œufs après leur sortie de l'oviducte«. Lo stesso criterio egli applica agli Anomuri, compresi quelli che per la forma esterna del corpo si rapportano ai Brachiuri (Dromiacea), e che mancano ciò non di meno d'un receptaculum seminis (?).

In tutti questi lo sperma »est répandu sur les oeufs au moment de la ponte«[2]. Milne Edwards[3] riconosce inoltre ch' egli è difficile il comprendere come le uova che riempiono tutto l'ovario, e di cui le prime sono deposte lungo tempo avanti che le ultime, possano ricevere il contatto del liquore seminale.

A questa obiezione si risponde però facilmente, ove si consideri la lunga vitalità dei corpuscoli seminali, i quali persistono sempre in eccesso, sia come corpuscoli seminali liberi (Strahlenzellen Kölliker) nell' interno del receptaculum seminis, sia contenuti negli spermatofori aderenti (anche dopo la totale deposizione delle uova) sullo sterno in vicinanza dell' orifizio vulvare, e sulle lamine laterali del telson (Macruri), sui pleopodi (*Stenopus*, *Callianassa*), sulla faccia ventrale e quelle laterali del pleon (Paguridi).

Tutti questi elementi si eliminano nella successiva muta; esaminando allora la spoglia è facile riconoscere la presenza dei medesimi nelle località sovraindicate, e poter constatare che alcuni spermatofori contengono tuttora spermatozoi, altri sono completamente vuoti (fig. 32) o deiscenti in due metà simmetriche (Paguridi, fig. 31).

Duvernoy[4] conviene con Milne Edwards che la fecondazione nei Crostacei provvisti d'un receptaculum seminis avvenga come negli Insetti; però in quelli, nei quali la tasca manca, e l'accoppiamento è impossibilitato da una estensione completa dell' addome, come nella *Lupa sanguinolenta* (?), o dallo spessore delle appendici della copulazione nel maschio (?) avviene »non pas après, mais au moment de la ponte«.

---

[1] Recherches sur l'organisation et la classification naturelle des Crustacés décapodes. in: Ann. Sc. N. Tome 25. 1832. pag. 304.

[2] Leçons sur la physiologie etc. Tome 9. 1870. pag. 257, 258.

[3] Hist. nat. des Crust. Tome 1. 1834. pag. 175.

[4] Des organes extérieurs de la fécondation des Crustacés décapodes. in: Compt. Rend. Tome 21. 1850. pag. 346, 347.

Lereboullet[1] ritiene come probabile che nell' *Astacus* il maschio introduca nei sacchi ovarici i lunghi tubi bianchi di latte che riempiono i suoi condotti deferenti; in conseguenza di che la fecondazione sarebbe interna. Gerbe[2] afferma di aver osservato durante l'accoppiamento dell' *Astacus* una specie di svaginamento dei suoi condotti deferenti, ed Hagen[3] pensa perciò che questi possano venire introdotti nella vulva.

Sull' accoppiamento dell' Astaco esistono però le osservazioni dirette di Lemoine[4], Huxley[5], Carbonnier[6] e Chantran[7].

Ecco come lo descrive Chantran.

Il maschio assale la femina colle sue grandi pinze, la rovescia sul dorso, ed in un primo atto versa la materia fecondante sulle due lamelle esterne del ventaglio caudale: in seguito trascina bruscamente la femina sotto il suo addome per effettuare un secondo deposito di semenza sullo sterno in corrispondenza degli orifizi vulvari. Chantran[8] potè inoltre constatare la presenza di spermatozoi aderenti all' uovo in mezzo al muco che le agglutina al momento della loro deposizione. La fecondazione sarebbe quindi effettivamente esterna.

Carbonnier notò inoltre che la deposizione delle uova nell'Astaco avviene 25 giorni dopo l'accoppiamento, e 15 o 20 giorni soltanto nel *Palinurus* e nell' *Homarus* secondo le osservazioni di Coste.

P. Mayer[9] fa però osservare, come ciascun uovo pervenuto a maturità nell' ovario sia rivestito di un chorion; questo è privo di un micropilo; gli spermatozoi non potrebbero perciò passare attraverso il medesimo; la fecondazione quindi in tutti i Crostacei Decapodi deve sempre effettuarsi internamente, gli spermatozoi cioè devono risalire

---

[1] Op. cit. pag. 653.

[2] Sur la fécondation des Crustacés. in: Compt. Rend. Tome 46. 1858. pag. 432.

[3] Monograph of the North American Astacidae. Cambridge 1870. pag. 19.

[4] Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse. in: Ann. Sc. N. (5) Tome 9 e 10. 1868. pag. 99—280 e 1—54.

[5] Op. cit. pag. 135.

[6] L'Écrevisse. Paris 1869. pag. 24—29.

[7] Observations sur l'histoire naturelle des Écrevisses. in: Compt. Rend. Tome 71. 1871. pag. 43, 45.

[8] Sur la fécondation de l'Écrevisse. in: Compt. Rend. Tome 72. 1872. pag. 201.

[9] Op. cit. pag. 207.

in alto nell' ovario e fecondare l'uovo prima che si formi attorno al medesimo una membrana d'inviluppo.

Nulla però esprime di preciso sul modo e sulle cause che spingono i corpuscoli seminali a risalire nell' ovario nei Paguridi, i quali sono persino privi di organi accessori d'accoppiamento.

Anche Claus[1] opina che la fecondazione nei Macruri debba aver luogo in gran parte nell' interno del corpo della femina, in modo uguale a quella dei Brachiuri.

Io non ho potuto esaminare direttamente il passaggio dei corpuscoli seminali nell' uovo: credo tuttavia poter dimostrare che la fecondazione in tutti i Crostacei privi d'un receptaculum seminis accade esternamente.

La presenza d'un receptaculum seminis e d'un canale vaginale nella femina si trova sempre in rapporto colla presenza d'un vero pene nel maschio. Tutti i Crostacei Macruri (Peneidi compresi) e gli Anomuri (Ippidei, Galateidei, Paguridei) sono privi d'un vero pene, d'una vagina e d'un receptaculum seminis. In questi Crostacei non ha quindi luogo un vero accoppiamento; in conseguenza di ciò, gli elementi spermatici non si incontrano mai nell' interno delle vie sessuali (come ho potuto rilevare da molteplici osservazioni), ma sempre all' esterno e nei punti suindicati.

Questi punti si trovano evidentemente in rapporto colla sede delle glandole del cemento.

Prima dell' accoppiamento ha luogo intanto una muta, la quale nel maschio precede quella della femina; colla muta vengono eliminati gli elementi spermatici dell' accoppiamento precedente, sia che questi esistano all' esterno, sia all' interno nel receptaculum seminis.

L'orifizio vulvare persiste suggellato da membrana prima e dopo la muta, circostanza che fu osservata ancora in alcuni Isopodi[2] ed Amfipodi[3].

Per giustificare quindi la fuoruscita delle uova pervenute a maturità nell' ovario sono ammissibili due ipotesi: o che la membrana in discorso si rompa per effetto dell' accoppiamento in quei

---

[1] Traité de Zoologie 2me éd. française. 1884. pag. 736.

[2] M. Weber afferma che nel *Glyptonotus Sabini* l'orifizio vulvare è suggellato da membrana e che diventa pervio nella successiva muta (Bijdr. Dierk. 1884. pag. 16, 23). — H. Friedrich ha osservato un medesimo fatto nell' *Oniscus* (Zeit. Gesammte Naturw. (4) 2. Bd. 1882. pag. 447—474).

[3] A. Della Valle, Deposizione, fecondazione e segmentazione delle uova del *Gammarus pulex*. in: Atti Soc. Natural. Modena (3) Vol. 8. 1889. pag. 1, 2.

Crostacei che sono provvisti di verghe (Brachiuri, Dromidei), o che la medesima diventi pervia in seguito alla forte pressione che le uova giunte a maturità nell' ovario spiegano sulla faccia interna di questa membrana, in quei Crostacei nei quali manca ogni organo di accoppiamento (Paguridi).

Si può intanto con sicurezza asserire, che l'accoppiamento nei primi sia effettivamente avvenuto, quando l'orifizio vulvare si trovi pervio (e d'altronde l'esame della tasca a questo riguardo toglie evidentemente ogni dubbio); mentre nei secondi soltanto la presenza di spermatofori contenenti tutti spermatozoi può risolvere la questione.

Io ho avuto parecchie volte occasione di osservare delle femine di *Maja verrucosa*, nelle quali le uova nell' ovario erano rivestite di un chorion, e ciò non di meno il receptaculum era vuoto di corpuscoli seminali e l'orifizio vulvare suggellato da membrana.

L'accoppiamento non era quindi effettivamente avvenuto.

Un giorno ho potuto esaminare la femina di un *Palaemon* al momento della muta: ciascun uovo era nell' ovario rivestito da un chorion e l'orifizio vulvare suggellato da membrana.

L'asserzione di P. Mayer che il chorion s'opponga al passaggio dei corpuscoli seminali nell' uovo, non si può quindi più sostenere.

Nulla d'altronde parla in favore di questa ipotesi. Gli spermatozoi dei Crostacei sono elementi dotati di assoluta immobilità, hanno quindi bisogno d'un veicolo che li trasporti a contatto delle uova, e questo veicolo viene offerto dalle glandole del cemento.

Il nesso intimo che esiste tra la sede di queste glandole ed il luogo, ove aderiscono gli spermatofori, giustifica pienamente questo modo di vedere. Coll' intervento della sostanza cementante si può soltanto spiegare, come i corpuscoli seminali possano dalle lamine laterali del telson nei Caridi, pervenire a contatto delle uova che escono dall' orifizio vulvare, al momento in cui la femina ripiega il suo addome per formare una camera incubatrice.

Probabilmente la medesima sostanza influisce, provocando la rottura dello spermatoforo e favorendo così la conseguente fuoruscita dei corpuscoli seminali.

Ma come passano i corpuscoli seminali nell' uovo? Probabilmente attraverso i poro-canali del chorion.

Conclusioni.

a) Nei Crostacei Decapodi all' accoppiamento precede sempre una muta, prima nel maschio e quindi nella femina.

b) La fecondazione ha luogo sempre internamente in tutti i Crostacei provvisti d'un receptaculum seminis; in quelli nei quali esso manca, ha luogo esternamente. Le uova si fecondano nei primi al momento in cui arrivano in corrispondenza dell' orifizio di sbocco del serbatoio del seme, nei secondi al momento della loro deposizione.

c) La sostanza del cemento serve molto probabilmente come veicolo per il trasporto degli spermatozoi in contatto coll' uovo, provocando la rottura dello spermatoforo e favorendo così la conseguente fuoruscita dei corpuscoli seminali.

d) Il passaggio dei corpuscoli seminali nell' uovo ha luogo verosimilmente attraverso i poro-canali del chorion.

e) Il fatto che l'orifizio vulvare è sempre suggellato da membrana, e che diventa pervio soltanto in seguito all' accoppiamento od alla fuoruscita delle uova, per rimarginarsi nuovamente, avvenuta la totale deposizione delle medesime, non è altro che il ripetersi d'una condizione primitiva che si incontra permanente in tutte le fasi di sviluppo postembrionale (RATHKE).

Elenco delle figure contenute nella

Tavola 17.

Indicazioni: *ov* ovario, *od* ovidotto, *re* receptaculum seminis, *va* vagina, *vu* vulva.

Fig. 1. Apparecchio sessuale femminile del *Penaeus membranaceus* Risso.
- 2. - - - - *Alpheus ruber* Edwards.
- 3. - - - - *Pandalus heterocarpus* Costa.
- 4. - - - - *Lambrus angulifrons* Edwards.
- 5. - - - - *Palaemon treillianus* (Risso).
- 6. - - - - *Callianassa subterranea* Leach, in situ.
- 7. - - - - *Galathea strigosa* (Fabr.), in situ.
- 8. - - - - *Ilia nucleus* (Herbst).
- 9. - - - - *Inachus scorpio* Fabr.
- 10. - - - - *Paragalene longicrura* (Nardo).
- 11. - - - - *Portunus corrugatus* Leach.
- 12. - - - - *Calappa granulata* (L.).
- 13. - - - - *Pisa Gibsii* Leach.
- 14. - - - - *Homola spinifrons* Leach.
- 15. - - - - *Nika edulis* Risso.
- 16. - - - - *Stenopus spinosus* Risso.

Fig. 17. Una glandola del cemento isolata dell' *Eupagurus Prideauxii* vista a forte ingrandimento (trattamento con acido acetico, alcool e tintura d'iodo, picrocarminio e glicerina).

- 18. Un gruppo di glandole del cemento dello *Stenopus spinosus* viste isolate a forte ingrandimento (trattamento con acido acetico, alcool e tintura d'iodo, carminio di Mayer, olio di trementina, balsamo del canadà).
- 19. Secondo pleopode d'uno *Stenopus spinosus* colle glandole del cemento (trattamento come sopra).
- 20. Pezzo epimerale d'una *Nika edulis* colle glandole del cemento (trattamento come sopra).
- 21. Sezione longitudinale della vagina e dei receptaculum seminis di un *Portunus corrugatus*. *a* connettivo esterno, *b* muscoli longitudinali, *c* epitelio chitinogeno, *d* muscoli annulari; i due ricettacoli sono rivestiti internamente di un sottile strato di chitina (trattamento col liquido di Kleinenberg, alcool, carminio boracico, acido picrico conc. e balsamo del canadà).
- 22. Sezione longitudinale di un receptaculum seminis di *Maja verrucosa* nel suo massimo periodo di secrezione. *rs* receptaculum col suo epitelio secernente (trattamento come sopra).
- 23. Sezione dell' ovaio d'una *Nebalia* (trattamento con sublimato, alcool, carminio boracico e balsamo del canadà).
- 24. Un gruppo di cellule epiteliari dell' ovidotto d'un *Palaemon treillianus*.
- 25. Formazione dei follicoli ovarici (dall' ovaio di una *Dromia vulgaris*).
- 26. Gruppo di cellule epiteliari delle glandole del cemento d'un *Eupagurus Prideauxii* (trattamento con acido acetico, alcool, picrocarminio e glicerina).
- 27. Un gruppo di cellule epiteliari dell' ovario di un *Palaemon treillianus* (trattamento come sopra).
- 28. Vulva ed ovidotto (*ov*) d'una *Callianassa subterranea* visti in sezione (trattamento con acido cloridrico, alcool e tintura d'iodo, carminio boracico e balsamo del canadà).
- 29. Glandole del cemento d'un *Eupagurus Prideauxii*, viste di fronte a forte ingrandimento, coi loro condotti escretori (trattamento con acido cloridrico, alcool e tintura d'iodo, carminio di Mayer e glicerina).
- 30. Sezione trasversa dell' ovaio d'un *Penaeus membranaceus* nella zona di formazione delle uova (trattamento con sublimato, alcool e tintura d'iodo, carminio boracico, balsamo del canadà).
- 31 e 32. Spermatofori d'un *Eupagurus Prideauxii* e d'una *Nika edulis*, vuoti e pieni.

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie.

II. Abschnitt[1].

Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Keimblätter.

Von

Dr. M. v. Davidoff
in München.

Mit Tafel 18—24 und 1 Zinkographie.

Der vorliegende 2. Abschnitt dieser Untersuchungen beschäftigt sich mit der allgemeinen Entwicklungsgeschichte der Keimblätter und schließt da ab, wo die gewebliche Differenzirung der Embryonalzellen und die Bildung der Organe im engeren Sinne beginnt. Dieses Stadium lässt sich bei Embryonen der *Distaplia* genau angeben. Dasselbe ist einerseits durch den erfolgten Verschluss der Medullarwülste, andererseits durch das gleichzeitige Hervorsprossen der Schwanzanlage charakterisirt. (Taf. 21 Fig. 54 stellt einen medialen Längsschnitt von demselben dar.) Wir haben also hier die Furchung und Gastrulation, die Entwicklung des Mesoderms, der Chorda dorsalis, des gastralen Entoderms und des Nervensystems zu besprechen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass alle eben angeführten Gegenstände nicht völlig gesondert von einander behandelt werden können. Desshalb sind die einzelnen Kapitel eng mit einander verflochten, und Manches, wie z. B. die Furchung und Gastrulation, die Entwicklung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis habe ich vorgezogen, überhaupt nicht von einander zu trennen.

[1] Der 1. Abschnitt (Die Reifung des Eies) befindet sich in diesem Bande pag. 113 ff.

Bei meinen Bemühungen, die oft schwierigen Entwicklungsvorgänge möglichst klar und übersichtlich darzustellen, fand ich mich genöthigt, die Anzahl der Abbildungen beträchtlich zu vermehren. Dies schien mir um so mehr geboten, als ich auf die Abbildungen der optischen Quer- und Längsschnitte, ja sogar auf die Oberflächenzeichnungen durch die hierfür ungünstige Beschaffenheit meines Materials gänzlich verzichten musste. Die Zeichnungen, welche man von ganzen, gefärbten und in Nelkenöl oder Canadabalsam eingeschlossenen Embryonen gewinnt, sind nicht klar genug und können eher zu falschen Vorstellungen führen, als zur Klärung der Verhältnisse beitragen. Selbst die Embryonen von *Clavellina*, die schon wegen ihrer relativen Kleinheit viel durchsichtiger sind, liefern keine anschaulichen Oberflächenbilder.

Diesem Übelstande suchte ich nun dadurch zu begegnen, dass ich von nahestehenden Stadien stets Quer- und Längsschnitte angeführt habe. Durch den Vergleich der letzteren unter einander lassen sich sowohl die Totalform des Embryos, als auch die gegenseitigen Beziehungen seiner einzelnen Theile leicht reconstruiren.

In Hinsicht der von mir gebrauchten technischen Methoden verweise ich auf das betreffende Capitel des 1. Theiles meiner Untersuchungen (**1** pag. 116).

I. Furchung und Gastrulation.

1. Die ersten drei Furchungsstadien.

Im 1. Theile dieser Arbeit habe ich die Reifungsgeschichte des Eies besprochen und bin bei einem Stadium stehen geblieben, welches ein befruchtetes Ei mit nahezu völlig ausgebildetem Furchungskerne zeigt. Der Übersichtlichkeit halber führe ich die betreffende Figur[1] des 1. Theiles (**1** Taf. 6 Fig. 33) hier nochmals vor (Taf. 18 Fig. 1). Der Furchungskern ist von einer größeren Menge Ergoplasmas[2]

---

[1] In der Tafelerklärung des 1. Theiles ist die Vergrößerung der Fig. 33 nicht richtig angegeben. Sie beträgt nicht 72,5, sondern 142.

[2] Von befreundeter Seite bin ich darauf aufmerksam gemacht worden, dass ich mir im 1. Theile meiner Arbeit in Bezug auf die Definition des Archoplasmas Boveri's eine Ungenauigkeit zu Schulden kommen ließ. Es scheint nämlich in meinem Texte (**1** pag. 171), als ob das Archoplasma Boveri's mit dem Protoplasma im Sinne Kupffer's identisch wäre. Dies ist aber nicht der Fall, wie Boveri es selbst im 2. Hefte seiner »Zellenstudien« (in: Jena. Zeit. Naturw. 22. Bd. 1888 pag. 746) mittheilt. Neben dem Archoplasma befindet sich im Ascaridenei noch ein Reticulum, »das höchst wahrscheinlich dem in andern Zellen

umgeben, das nach allen Richtungen feine und gröbere Fortsätze in das mit Dotterkörpern gefüllte Ei aussendet (1 Taf. 6 Fig. 34). Bemerkenswerth erscheint die Lage des Furchungskernes im Ei. Er ist dem einen, in der Figur abwärts gekehrten Pole des Eies genähert, und obwohl seine Lage noch vor der 1. Theilung eine mehr centrale wird, so kann ich doch mit Bestimmtheit sagen, dass er das Centrum des Eies niemals erreicht, sondern stets im Bereiche der in der Figur unteren Hälfte desselben verbleibt. Es ist ferner mit Sicherheit anzunehmen, dass die Abschnürung des Richtungskörpers[1] und die Befruchtung des Polkernes (1 Taf. 6 Fig. 30—32) in dieser unteren Hälfte des Eies vor sich gegangen sind. Die excentrische Stellung des Furchungskernes im Ei erklärt sich am einfachsten dadurch, dass derselbe seine Wanderung von der Peripherie, wo er entstand, nicht bis zum Centrum des Eies fortsetzt, sondern schon früher stehen bleibt.

Auf diesem Stadium besteht also das Ei aus einer kernhaltigen und einer kernlosen Hälfte; dies ist in so fern von Wichtigkeit, als die beiden Hälften auch künftighin, während der folgenden Furchung, von einander streng unterschieden bleiben. Die in Taf. 18 Fig. 1 obere Hälfte liefert später die vegetativen oder entodermalen Embryonalzellen, die untere hingegen die animalen oder ektodermalen Elemente. Wir können demnach die obere Hälfte kurz als die entodermale, die untere als die ektodermale bezeichnen.

Die nun erfolgende Theilung des Eies in 2 Zellen vollzieht sich in der Weise, dass die daraus hervorgehenden Elemente in allen Beziehungen einander gleich sind (Fig. 2). Die Lage der Kerne er-

---

erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz [Archoplasma] nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten zu Reagentien ganz scharf unterscheidet.« Das Verhältnis des Archoplasmas Boveri's zum Ergoplasma würde sich derart gestalten, dass das erstere nur ein Theil des letzteren wäre. Allerdings gründet sich diese Stellung beider Substanzen zu einander nur auf den mikroskopischen Befund und sieht von den ähnlichen Funktionen, welche von Boveri seinem Archoplasma und von mir dem Ergoplasma zugeschrieben werden, vollständig ab.

[1] Es scheint, meine Vermuthung (1 pag. 167), dass das *Distaplia*-Ei nur einen einzigen großen Richtungskörper abschnürt, bestätigt sich nicht. An der Peripherie eines Eies fand ich vor Kurzem 2 Richtungskörper, von welchen aber jeder kleiner war, als der, welchen ich früher auf Taf. 6 Fig. 30 abgebildet habe. Es fragt sich immerhin, ob die 2 Körper nicht möglicherweise aus der Theilung eines einzigen hervorgegangen sind. Das Präparat gab darüber keinen Aufschluss.

leidet zunächst noch keine Veränderung, und wir können auch hier eine kernhaltige und kernlose Hälfte der Zellen unterscheiden.

Die durch das Einschneiden der 1. Furche entstandene meridionale Rinne ist immer mit den das Ei allseitig umgebenden Abortiveiern (Testazellen; vgl. **1**) gefüllt, und diese werden durch das weitere Vorgreifen der Furche zum Theil mit in die Tiefe gedrängt. Nach vollzogener Theilung schließen sich die Furchungskugeln wieder näher an einander an, wodurch viele Abortiveier an die Peripherie zurückgeschoben werden, während andere in der Mitte der Furche zwischen den beiden Zellen eingeschlossen bleiben. Dadurch entsteht an der betreffenden Stelle eine kleine mit Zellen gefüllte Höhle (Fig. 2 *F*), welche von manchen Autoren (bei *Clavellina*) als Furchungshöhle in Anspruch genommen wurde.

Abgesehen von der älteren Litteratur, welche ich später zu berücksichtigen haben werde, erwähne ich, dass bei der von SEELIGER beobachteten *Clavellina* eine derartige Furchungshöhle gänzlich fehlt, während sie bei *C. Rissoana* von VAN BENEDEN & JULIN (**1**) beobachtet wurde. Über *Distaplia* kann ich nur noch hinzufügen, dass auch bei ihr, wie aus anderweitigen lückenlosen Schnittserien hervorgeht, die Furchungshöhle keine constante Erscheinung ist[1].

---

[1] Die Elemente, welche in der sogenannten Furchungshöhle von *Distaplia* vorkommen, stimmen in allen Beziehungen mit den Abortiveiern überein. Man kann über die Identität beider Bildungen nicht den geringsten Zweifel hegen, auch wenn man den Weg nicht kännte, auf welchem sie in die Furchungshöhle gelangen. Die Abortiveier spielen dabei eine vollkommen passive Rolle und werden von der zähen Flüssigkeit, in welcher sie flottiren und welche alle vorhandenen Zwischenräume zwischen den Furchungskugeln ausfüllt, einfach mitgeschleppt. In späteren Stadien werden wir oft Gelegenheit haben, die Abortiveier vereinzelt, hier und da, hauptsächlich aber in den Lücken zwischen den Zellen der beiden primären Keimblätter anzutreffen. In Fig. 4 und 4a bilden VAN BENEDEN & JULIN (**1** Taf. 1) ebenfalls zellige Elemente in der Furchungshöhle von *Clavellina* ab. Sie halten sie wahrscheinlich auch für nichts Anderes als für Testazellen (Abortiveier), denn sonst hätten sie wohl in ihrem Texte dieser Erscheinung besonders Erwähnung gethan.

Zu einer eigenthümlichen Ansicht ist CHABRY gekommen. »A l'intérieur du canal de segmentation«, sagt er, »on remarque de petits corps protoplasmiques arrondis qu'on retrouve au stade suivant au milieu de la cavité de segmentation. Je n'ai pas assisté d'une manière complète à la formation de ces globules, que je crois dus à des bourgeonnements que j'ai souvent constatés sur les blastomères près du centre de l'œuf (Fig. 48, pl. 19), je n'en ai pas compté plus de trois et c'est je pense leur nombre normal, mais ils sont parfois très difficiles à trouver bien qu'il paraissent constants. Ces globules sont animés de mouvements amoeboïdes et se déplacent lentement; leur couleur, aussi bien que leur

Die zweite Furche ist ebenfalls meridional und tritt rechtwinklig zur 1. Furche auf. Daraus gehen 4 Zellen hervor, welche immer noch einander gleichen und in ihrer Beschaffenheit mit den ersten 2 Furchungskugeln völlig übereinstimmen. Ein Längsschnitt durch dieses Stadium ergiebt ein ähnliches Bild, wie das der Fig. 2. Ein Querschnitt aber durch die Region der Kerne der Furchungskugeln (Fig. 3) zeigt eine typische Viertheilungsfigur, wobei die Zellen keilförmig in einander greifen.

Bis zum Stadium von 4 Blastomeren ist also die Furchung des *Distaplia*-Eies als eine äquale zu bezeichnen. Die einzige asymmetrische Erscheinung, welche wir bisher haben wahrnehmen können, bestand eben in der excentrischen Lagerung des Furchungskernes, welche sich auch weiterhin bei den Kernen der 4 ersten Furchungskugeln unverändert erhalten hat.

Aus einigen neueren Angaben geht indessen hervor, dass bei manchen einfachen, socialen und sogar zusammengesetzten Ascidien schon im Stadium der Viertheilung sich merkliche Unterschiede in der Größe der Blastomeren einstellen; dass man also hier schon auf so frühen Stadien in der Lage ist, eine Medianebene mit ihren beiden Antimeren festzustellen. So sagt z. B. Seeliger von seiner nicht weiter bestimmten *Clavellina*: »Die zweite auf die erstere senkrecht stehende Furchungsebene zerlegt den Keim in vier Zellen, in zwei größere und zwei kleinere. Dadurch erscheint die Anlage in der

---

situation les rendent aisés à distinguer des cellules du testa dont ils se rapprochent par leur dimension et un certain aspect général« (pag. 197). Dass es Polzellen seien, stellt Chabry in Abrede. Hingegen vergleicht er sie einem frühzeitig entstehenden Mesenchym, das später aber in keiner Weise mehr zum Aufbau der Organe verwendet wird. Diese frühe Entstehung des Mesenchyms findet einen analogen Vorgang bei den Echinodermen, bei welchen dasselbe noch vor dem Beginn der Gastrulation entsteht. Wenn man sich der Meinung van Beneden & Julin's anschließt, dass zwischen einem wahren oder primären (Hydromedusen, Actinien) und einem falschen oder secundären (Ascidien) Mesenchym unterschieden werden müsse, so würden die von Chabry beschriebenen Körperchen der *Ascidiella aspersa* ein wahres, dem Mesenchym der Echinodermen vergleichbares Gewebe darstellen. Dasselbe ist aber in diesem Falle rudimentär geworden, meint Chabry, und hat seine ursprünglich wichtige Rolle dem falschen oder secundären Mesenchym übergeben. Den Ansichten Chabry's kann ich mich selbstverständlich nicht anschließen und will nur noch ausdrücklich betonen, dass Chabry selbst eine Ähnlichkeit zwischen seinen »Mesenchymkörperchen« und den Abortiveiern (Testazellen) sowohl in der Größe, als auch im allgemeinen Habitus constatiren muss.

Richtung der ersten Achse polar differenzirt, und ich will hier gleich erwähnen, . . . dass die kleinen Zellen den vorderen, die größeren den hinteren Körpertheil zu bilden bestimmt sind« (pag. 48). VAN BENEDEN & JULIN gehen noch weiter als SEELIGER, indem sie bei *C. Rissoana* schon aus der Lagerung der ersten, dem Erscheinen der 1. Furche vorangehenden karyokinetischen Figur die Medianebene der zukünftigen Larve bestimmen. »La figure nucléaire n'occupe pas le centre géométrique de l'œuf,« sagen sie, »elle est excentriquement placée. Le point de la surface le plus voisin du centre de la figure nucléaire répond à l'extrémité postérieure ou caudale de la larve; le point le plus éloigné du centre indique l'extrémité antérieure ou céphalique de l'embryon; le plan équatorial de la première figure dicentrique, c'est le plan médian de la larve future« (**1** pag. 434).

Bei seiner *Ascidiella aspersa* hat CHABRY ebenfalls eine excentrische Stellung der beiden ersten aus dem Furchungskern hervorgegangenen Kerne constatirt, meint aber, dies sei nicht immer und nicht regelmäßig der Fall. Seine Beobachtungen zeigten ihm, dass die 1. Furche bald auf derjenigen Eioberfläche erscheint, welche später dem entodermalen Pole entspricht, bald auf einer Fläche, die später zur vorderen, ja selbst auch zur hinteren Hälfte des Embryos gehört (pag. 196—197).

Bei *Distaplia* konnte ich, wie gesagt, keine Größenunterschiede der Blastomeren des Viertheilungsstadiums wahrnehmen, glaube aber, dass diese Erscheinung, wenn sie weniger prägnant auftritt als bei *Clavellina*, sich leicht dem Auge des Beobachters entziehen kann. Jedenfalls scheint mir die im Viertheilungsstadium auftretende Inäqualität für die spätere Entwicklung von geringerer Tragweite zu sein als diejenige, welche auch bei *Distaplia*, wie wir gleich sehen werden, nach dem Einschneiden der 3., äquatorialen Furche erscheint[1]. Auch herrscht zwischen den erwähnten Autoren noch keine Übereinstimmung darüber, welche der beiden Zellenarten von *Clavellina* — die beiden kleineren oder die beiden größeren Zellen — der zukünftigen vorderen oder hinteren Hälfte der Gastrula und Larve angehören. Während nach der obigen Angabe SEELIGER's die

[1] In einer vor 3 Jahren erschienenen vorläufigen Mittheilung über die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Distaplia* (**2**) gab ich an, dass noch im Stadium von ungefähr 32 Blastomeren die Furchungskugeln annähernd gleich groß seien. Nach erneuerten Untersuchungen kann ich diese Angabe nicht mehr aufrecht erhalten, sondern finde, dass die Zustände bei *D.* sich bis zu einem gewissen Grade an die Beobachtungen der Autoren bei *Clavellina* anschließen.

kleineren Zellen der vorderen Hälfte entsprechen, behaupten van Beneden & Julin das Gegentheil (1 pag. 435). Da nun aber bei *Distaplia* eine Ungleichheit der 4 ersten Blastomeren entweder gar nicht, oder nur so gering entwickelt ist, dass sie nicht constatirt werden konnte, so lässt sich auf diesem Stadium das Vorn und Hinten auch nicht angeben.

Die nun erscheinende dritte, äquatoriale Furche theilt die 4 Blastomeren in ungleiche Hälften (Taf. 18 Fig. 4). Entsprechend der Stellung der Kerne der vorhergehenden Stadien sind die 4 in der Figur unteren Blastomeren kleiner als die 4 oberen, und hiermit ist eine Scheidung gegeben, welche sich auf allen späteren Stadien erhält und die dorsale und ventrale Fläche der zukünftigen Gastrula und Larve zu unterscheiden gestattet. Die Fig. 4 ist eine Oberflächenansicht eines 8-Theilungsstadiums und ist entweder von der vorderen oder von der hinteren Partie des Keimes aufgenommen, so dass beide Zellenarten (*En*, *Ek*) zugleich sichtbar sind. Die oberen größeren und die unteren kleineren Blastomeren haben sich gegenseitig um 45° verschoben, so dass die oberen (*En*) jetzt auf den zwischen die unteren (*Ek*) fallenden Grenzlinien stehen, wesshalb auch in der Figur oben 3 Zellen, unten hingegen nur 2 Zellen zu sehen sind.

Die Deutung, welche ich oben pag. 535 der kernhaltigen und kernlosen Hälfte des befruchteten Eies gegeben habe, findet jetzt ihre Rechtfertigung: die 4 unteren animalen Zellen bilden das Material, aus welchem sich das Ektoderm entwickelt; aus den 4 oberen entsteht hingegen das primäre Entoderm mit allen seinen Derivaten (gastrales Entoderm, Chorda dorsalis und Mesoderm).

Die wichtige morphologische Bedeutung der äquatorialen Furche bei den socialen Ascidien hat zuerst Seeliger, dann auch van Beneden & Julin richtig erkannt. »Auf dem vierzelligen Stadium«, sagt Seeliger, »vereinigt eine jede Furchungskugel noch die Bildungssubstanz beider Keimblätter; auf der achtzelligen Entwicklungsstufe finden sich vier ventral gelegene Zellen — zwei größere hintere und zwei kleinere vordere — die das äußere, ektodermale Keimblatt bilden und vier gleich große dorsale Zellen, die, so weit sich dies mit Sicherheit beobachten lässt, ausschließlich in die Bildung des Entoblastes und der Chorda aufzugehen scheinen« (pag. 49). Diese scharfe Scheidung der Blastomeren des Acht-Stadiums in die Elemente der beiden primären Keimblätter trifft auch für *Distaplia* in ihrem ganzen Umfange zu. Gemäß der obigen, allerdings etwas

unsicheren Angabe Seeliger's für seine *Clavellina* findet während der folgenden Stadien auch bei *Distaplia* kein Übertreten der einen Zellenart in die andere statt, und hierin scheint die Entwicklung der *Clavellina* Seeliger's und der *Distaplia* von den Verhältnissen bei *C. Rissoana* abzuweichen. Hier kamen van Beneden & Julin zu der Ansicht, dass zwar die ventralen Blastomeren des Acht-Stadiums ausschließlich ektodermaler Natur sind, die dorsalen hingegen zunächst einen gemischten Charakter haben. »Ces globes mixtes vont donner naissance par poussées successives à de nouvelles cellules ectodermiques« (**1** pag. 436).

Die Inäqualität in der Furchung, welche nur mit geringeren Abweichungen bei den socialen und zusammengesetzten Ascidien vorkommt, scheint trotz der gegentheiligen Angaben von van Beneden & Julin (**1** pag. 432) sich nicht auf die Furchung der solitären Ascidien zu erstrecken. Wenigstens finden sich in den sehr genauen, an solitären Formen ausgeführten Untersuchungen von Kowalewsky und Kupffer keine Bemerkungen über etwaige Größenunterschiede der ersten 4 oder 8 Blastomeren. Auch Chabry (pag. 36), der die Eier der *Ascidiella aspersa* untersucht, also an demselben Objecte gearbeitet hat, auf welches van Beneden & Julin (**1** pag. 432) sich unter Anderem beziehen, meint, sein Object sei gerade für frühe Bestimmungen der Richtung der Körperachsen ungünstig, weil bei ihm keine Unterschiede zwischen den ersten Entoderm- und Ektodermzellen vorkommen.

Ehe ich in der Entwicklungsgeschichte der *Distaplia* fortfahre, möchte ich noch auf einen Punkt etwas genauer eingehen.

Die Unterschiede zwischen dem Objekte van Beneden & Julin's und dem meinigen scheinen bei flüchtiger Betrachtung nur geringfügig zu sein: in dem einen Falle sind eben die 4 ersten Blastomeren inäqual, in dem anderen äqual. Im letzteren Falle könnte ja auch die Inäqualität so wenig ausgesprochen sein, dass sie möglicherweise, was ich indessen nicht glaube, übersehen worden wäre. Geht man aber etwas weiter zurück, so streift man eine Frage, welche, wie mir scheint, von großer Bedeutung ist.

Wenn van Beneden & Julin mittheilen, die 1. karyokinetische Figur liege im Ei excentrisch, so können wir doch wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass der Furchungskern selbst bereits diese Lage inne hatte. Nun würde aber nach der oben pag. 538 citirten Angabe, wenn ich sie richtig verstehe, die kernhaltige Hälfte des Eies der späteren hinteren Partie der Larve angehören,

während dieselbe Hälfte bei *Distaplia* dem animalen oder ektodermalen Pole, der späteren ventralen Seite des Embryos entspricht. Es ist klar, dass die Lage des Furchungskernes im Ei bei 2 immerhin sich nahe stehenden Formen nicht nach der einen oder der anderen Richtung variiren kann. Die Beurtheilung der Verhältnisse muss also hier oder dort nicht die richtige sein. Ich kann nur anführen, dass die Zustände, wie ich sie bei *Distaplia* fand, mit unseren übrigen Erfahrungen aus dem Gebiete der ersten Entwicklungsstadien anderer Thiere in völligem Einklang stehen, während die Angabe VAN BENEDEN & JULIN's jedenfalls eine Ausnahme bildet.

Bei den sich total und inäqual furchenden Eiern der niederen Wirbelthiere (Cyclostomen, *Acipenser*, Amphibien) und von *Amphioxus* befindet sich der Furchungskern immer in der Nähe des animalen Poles. Nun muss aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die 3 ersten Furchungsstadien von *Distaplia* sich mit den gleichen Stadien aus der Entwicklung der genannten Wirbelthiere und von *Amphioxus* in völliger Übereinstimmung befinden.

Was speciell letzteren angeht, so haben wir von HATSCHEK erfahren, dass die Furchung auch hier keine äquale, daher auch keine »primordiale« ist. »Es ist ein Größenunterschied zwischen den Furchungskugeln der animalen Hälfte und denen der vegetativen Hälfte zu beobachten. Wir können die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Hauptachse von den ungefurchten Stadien an bis zur Bildung der Blastula continuirlich verfolgen« (1 pag. 22). Wenn HATSCHEK auch einen Kern im Ei »nach der Befruchtung und vor Beginn der Furchung«, also den Furchungskern, gesehen hat, so fehlen doch bei ihm die näheren Angaben über die Lagerung desselben. Bezieht man sich aber auf seine Beobachtungen an eben abgelegten Eiern, so erfährt man, dass die Abschnürung der Richtungskörper am animalen Pole vor sich geht und dass an dieser Stelle eine größere Ansammlung von dotterarmem Protoplasma stattfindet. Die Wanderung des Keimbläschens nach der animalen Hälfte des Eies kann also auch bei *Amphioxus* nicht bezweifelt werden[1].

[1] Mit diesem Befund harmonisirt freilich die Vermuthung HATSCHEK's nicht ganz, das Spermatozoon dringe in das Ei näher dem entgegengesetzten, also dem vegetativen Pole zu, ein. Die Dottermembran hebt sich nach ihm bei *Amphioxus* nicht in gleichmäßiger Weise ab: an einem Punkte haftet sie »etwas länger an dem Protoplasma, so dass sie dort trichterförmig eingezogen« erscheint. »Ich glaube,« fährt HATSCHEK fort, »dass dies die Stelle ist, an welcher ein

Einige Thatsachen deuten ferner darauf hin, dass auch bei *Amphioxus* der Furchungskern vom animalen Pole her sich nicht bis zum Centrum des Eies zurückbewegt. Dafür spricht sowohl der Umstand, dass die 1. Furche zuerst am animalen Pole auftritt (Hatschek 1 pag. 22), als auch die Inäqualität der Furchung, die eben so wie bei *Distaplia* mit der dritten, äquatorialen Furche beginnt.

Wie übrigens van Beneden & Julin zu der Auffassung gelangt sind, die 1. mitotische Figur liege nicht in der animalen oder ektodermalen, sondern in der hinteren Eihälfte, lässt sich leicht erklären. Während nämlich die beiden Autoren die Objecte ihrer Fig. 1 und 2 (1 Taf. 1) von oben oder von unten her, d. h. von der späteren dorsalen oder ventralen Fläche aus zu betrachten glaubten, sind die Figuren in Wirklichkeit so gezeichnet, dass man das Object von vorn oder von hinten aus sieht. Dann entsprechen die untere kernhaltige Hälfte des Eies Fig. 1 und die unteren ebenfalls kernhaltigen Hälften der beiden Furchungskugeln der Fig. 2 richtig dem animalen oder ektodermalen Pole. Die beiden folgenden Figuren kehren aber dem Beschauer die dorsale oder die ventrale Oberfläche des Objectes zu, was sie nach van Beneden & Julin auch thun sollen. Demgemäß sind die Symmetrie-Ebenen der beiden letzteren Figuren, wie auch aller folgenden in richtiger Weise angegeben, und der Standpunkt, von welchem aus man einerseits Fig. 1 und 2, andererseits Fig. 3 und 4 betrachtet, ist nicht derselbe. Durch diese meine Deutung aber werden die Befunde bei *Clavellina* mit denen bei *Distaplia*, *Amphioxus* etc. in Einklang gebracht.

2. Weitere Furchungsstadien bis zur Ausbildung der Plakulaform.

Das günstige Material, an welchem Seeliger und van Beneden & Julin arbeiteten, hat es ihnen gestattet, die weitere Entwicklung Zelle für Zelle, bis zur Plakula (B. & J.) und Gastrula

Spermatozoon eben in das Ei eindrang. Diese Stelle fand ich regelmäßig dem vegetativen Pole des Eies genähert« (pag. 20). Wenn diese Vermuthung richtig ist, so liegt hierin eine nicht unerhebliche Abweichung von allgemein bekannten Zuständen anderer thierischer Eier. Nach allem Gesagten bleibt es daher ungewiss, ob die Befruchtung bei *A.* sich am animalen Pole vollzieht oder nicht. Eben so fehlt bei Hatschek eine Angabe über die späteren Lagebeziehungen des Furchungskernes zur Hauptachse des Eies, d. h. ob derselbe die Mitte des letzteren erreicht oder nicht. Es ist sehr wünschenswerth, dass diese Verhältnisse bei *A.* baldigst eine eingehendere Berücksichtigung finden.

zu verfolgen. Namentlich geben B. & J. ein klares Bild der fortschreitenden Differenzirung der Furchungskugeln und ihrer Gestaltungen zu den typischen, auf einander folgenden Stadien.

Eine Wiederholung und Controllirung der Arbeit van Beneden & Julin's lag einerseits nicht in meiner Absicht, und wäre andererseits nur dann vielleicht von einigem Werthe gewesen, wenn ich bei einer anderen, für diese Zwecke ebenfalls günstigen Form mit der gleichen Genauigkeit, wie es die beiden Forscher thun, hätte verfahren können. Allein die Eier von *Distaplia* eignen sich nicht zu derartigen Untersuchungen, und ich habe desshalb lieber auf dieselben verzichtet, als dass ich mir etwaige Beobachtungsfehler zu Schulden kommen ließ, welche bei der Ungunst der Objecte sich immer leicht einschleichen konnten. Ich will nur noch hervorheben, dass Alles, was ich von den hier in Betracht kommenden Stadien bei *Clavellina* aus eigenen Anschauungen kennen gelernt habe, mit den Angaben von van Beneden & Julin in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt; dass ferner auch eine ganze Reihe von frühen, noch vor der Gastrulation ablaufenden Entwicklungsstadien von *Distaplia*, die ich im Folgenden anführen werde, zu den correspondirenden Stadien von *Clavellina* resp. mit den entsprechenden Figuren van Beneden & Julin's stimmen.

Wir haben den Keim der *Distaplia* verlassen, als er sich im achtzelligen Stadium (Taf. 18 Fig. 4) befand. Die folgende Entwicklungsstufe habe ich in Fig. 5 dargestellt; diese entwarf ich zunächst nach einem optischen Durchschnitte, und nachdem ich denselben Embryo in eine Reihe von Schnitten zerlegt hatte, zeichnete ich die noch fehlenden Grenzlinien der Zellen ein und controllirte Lage und histologische Beschaffenheit der bereits früher eingezeichneten Kerne.

Über die Richtung der Hauptachse des Embryos der Fig. 5 können wir nicht im Zweifel sein. Die 2 oberen (dorsalen), großen Zellen (*En*) sind Entodermzellen, die unteren und seitlichen, kleineren Zellen gehören dem Ektoderm (*Ek*) an. Ob wir aber einen Längs- oder einen Querschnitt vor uns haben, kann nicht entschieden werden, da sich auch jetzt die Medianebene des Keimes noch nicht bestimmen lässt. Aus dem Bild, das ich aus der Betrachtung des ganzen Embryos gewonnen habe, geht mir unzweifelhaft hervor, dass ein Schnitt rechtwinklig zur Ebene unserer Figur uns ungefähr dieselben Verhältnisse zeigen würde wie Fig. 5. Daraus ist ersichtlich, dass die 4 Entodermelemente des achtzelligen Stadiums (Fig. 4)

sich noch nicht weiter getheilt, die Ektodermzellen hingegen sich bereits beträchtlich vermehrt haben und jetzt eine nach oben (dorsal) concave Scheibe bilden, welche die basalen Theile der Entodermzellen in sich aufnimmt. Beachtenswerth ist die symmetrische Anordnung der Ektodermzellen: im Schnittpräparate (Fig. 5) liegen zu beiden Seiten der Dorsoventralachse 3 Zellen, von welchen die unteren die größten, die Zellen des oberen Randes der Scheibe die kleinsten sind. Die Entodermzellen ragen mit ihrer dorsalen Fläche weit über den Rand der ektodermalen Scheibe hervor. Es sind sehr große, schöne Zellen, deren Contour seitlich und ventral mehrfach durch die Zellen des Ektoderms eingebuchtet erscheint. Die Totalform des Embryos Fig. 5 kann mit einer Kugel verglichen werden, deren dorsale (entodermale) Oberfläche etwas abgeplattet, daher auch etwas verbreitert ist.

Es giebt auf diesem, wie auch auf den nachfolgenden Stadien noch keine histologischen Unterschiede zwischen den ektodermalen und entodermalen Zellen. Auch differiren sie in ihrer Beschaffenheit noch nicht von dem befruchteten Eie (Fig. 1). Hier wie dort ist die Zelle prall mit Dotterkörpern gefüllt, und das sich um den Kern ansammelnde Ergoplasma bildet in beiden Fällen eine unregelmäßige Strahlenfigur.

Das soeben beschriebene Stadium von *Distaplia* scheint bei *Clavellina* nicht vorzukommen; wenigstens erfahren wir von VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 436), dass die 8 Blastomeren des achtzelligen Stadiums sich alle zu gleicher Zeit weiter theilen. Aus den 4 Ektodermzellen sind 8 Zellen geworden, welche sich zu 2 genau gleichen Gruppen zur Seite der Medianlinie ordnen. Von den 8 übrigen Zellen (dorsalen Zellen) werden 2 zu Ektodermzellen, 6 behalten aber noch ihre gemischte Natur; 4 von den letzteren liegen am dorsalen Pole der Verticalachse des Keimes, die übrigen 2 nehmen eine laterale Stellung ein. Nach SEELIGER wird das sechzehnzellige Stadium von *Clavellina* »nicht durch gleichzeitige Theilung der acht Zellen erreicht, sondern es furchen sich die Zellen paarweise nach einander, in der Weise, dass nie die bilaterale Symmetrie gestört wird« (pag. 50).

Gehen wir nun weiter zu unseren Fig. 6 und 7 über, welche beide einem etwas späteren Stadium entnommen sind als die Fig. 5. Der Schnitt Taf. 18 Fig. 6 ist ein realer Querschnitt. Die Fig. 7 ist hingegen ein Längsschnitt, der aus einer Combination eines optischen und realen Schnittes entstanden ist. Aus dem Querschnitt

Fig. 6, welcher etwa der Mitte des Längsschnittes Fig. 7 entstammt, ersieht man, dass die Elemente beider Keimblätter sich vermehrt haben. Zu beiden Seiten der Medianlinie befinden sich nun je 2 Entodermzellen und je 4 Ektodermzellen. Der Embryo ist, wie aus der Vergleichung von Fig. 6 und 7 leicht hervorgeht, oval geworden und an dem hinteren Pole etwas spitzer als am entgegengesetzten Ende. Die Entodermzellen zeigen eine gegenseitige Abplattung und stellen jetzt lange säulenförmige Gebilde dar, deren Kerne, wie auch schon früher (Fig. 5), ganz peripher liegen. Die Ektodermzellen bilden (wie auch in Fig. 5) eine becherförmige Scheibe, deren kreisförmiger Rand aber jetzt im Ganzen weiter hinauf (dorsalwärts) reicht, als es früher der Fall war. Gerade was diesen Punkt betrifft, so lassen sich bemerkenswerthe Unterschiede zwischen dem vorderen (*a*) und dem hinteren (*p*) Ende des Embryos nachweisen, und eben diese Verschiedenheiten ermöglichen es, schon auf diesem Stadium das Vorn und Hinten zu erkennen. Hinten (Fig. 7 *p*) reichen die Ektodermzellen etwas höher hinauf als vorn (*a*) und ihre oberste, dorsalste Zelle ist hinten kleiner, als diejenige, welche ihr gegenüber am vorderen Ende des Embryos liegt. Die der Fig. 7 benachbarten Schnitte der Serie bieten in so fern Interesse, als der zweitnächste Schnitt, der sich bereits auf der anderen Seite der Medianlinie befindet, genau dasselbe Bild liefert wie Fig. 7. Wir entnehmen daraus, dass die beiden seitlichen Hälften des Embryos noch vollkommen symmetrisch gebaut sind, dass ferner die hintere Ektodermzelle *Ek* auf der anderen Seite des Embryos ihr Spiegelbild besitzt.

Am hinteren Ende des Embryos dieses Stadiums finden sich also 2 durch ihre Kleinheit ausgezeichnete Ektodermzellen, welche einerseits charakteristisch für das hintere Embryonalende sind, andererseits die erste Anlage des »Nervenringes« bilden[1].

Taf. 18 Fig. 8 und 9 sind Abbildungen[2] von einem Quer- und einem Längsschnitte eines Stadiums, das nur um Weniges älter ist,

---

[1] S. unten pag. 552.

[2] Da bei *Distaplia* stets mehrere Embryonen in der Bruttasche des Mutterthieres liegen, so platten sie sich oft gegenseitig etwas ab, und hierdurch wird die äußere Form, zuweilen recht beträchtlich, beeinflusst. Darum ist auch oft die Dorsoventralachse eines Embryos kürzer als die eines anderen auf dem gleichen Stadium, das aber eine Abplattung von den Seiten her erfahren hat. Die Hauptachse der Fig. 8 ist z. B. länger als die der Fig. 9, obwohl beide Embryonen annähernd einem und demselben Stadium angehören.

als das von Fig. 6 und 7. Eine genauere Beschreibung dieser Figuren wäre überflüssig. Nach allem vorher Mitgetheilten leuchten die Fortschritte, welche der Embryo in seiner Entwicklung macht, von selbst ein. Die Ektodermzellen erstrecken sich zu beiden Seiten, auch vorn und hinten, immer mehr nach oben (dorsal) und zeigen hiermit das Bestreben, die Entodermzellen zu umwachsen. Es wird dadurch ein epibolischer Process eingeleitet, der später immer fortschreitet, vorn und hinten aber, wie wir noch sehen werden, auf verschiedene Art zum Abschluss kommt.

Die Stadien unserer Fig. 7 und 8 sind auch bei *Clavellina* vorhanden. Die Fig. 8 entspricht der Taf. 2 Fig. 17 der SEELIGER'schen Arbeit, noch mehr der Fig. 10*c* von VAN BENEDEN & JULIN (1 Taf. 2). Im letzteren Falle besteht der Embryo aus 32 Ektoderm- und 12 großen Entodermzellen. »La calotte ectodermique s'est notablement étendue: elle tend à envelopper par épibolie la masse entodermique, qui affecte la forme d'un cône à base et à sommet arrondis: la base du cône répond à la face dorsale de la gastrula« (1 pag. 438). Auch bei *Clavellina Rissoana* sind an dem hinteren Pole der Längsachse 2 durch ihre Kleinheit und Form ausgezeichnete Ektodermzellen (cellules cunéiformes) vorhanden, an denen das Hinterende auch hier leicht zu erkennen ist.

Werfen wir einen Blick auf die histologische Beschaffenheit der von uns zuletzt beschriebenen Stadien. Wenn auch keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Zellen der beiden primären Keimblätter bestehen, so kann doch hervorgehoben werden, dass die Kerne der Entodermzellen durchschnittlich kleiner sind, als die der Ektodermelemente. Auch zeigen sie im ruhenden Zustande eine mehr länglichovale Form und lassen weniger deutlich die sie zusammensetzenden Bestandtheile erkennen. Die ruhenden Kerne der Ektodermzellen sind hingegen fast immer rund, besitzen meist einen wohlausgebildeten Nucleolus und eine derbe, in die Augen fallende Membran. Außer diesen allerdings auch nicht durchgängig sicheren Kriterien ist ein Unterscheidungsmerkmal anzuführen, das bedeutungsvoll ist und in einer verschiedenen Anordnung des Ergoplasmas in den Ekto- und Entodermzellen seinen Ausdruck findet. Wenn die Kerne nicht in Karyokinese begriffen sind, so bildet es wie früher (Fig. 1—3 und 5) bei jenen eine unregelmäßige Strahlenfigur, in den Entodermzellen hingegen gewinnt es vom Stadium Fig. 6 an eine Spindelform, wobei die Achse der Spindel immer zur dorsalen Oberfläche der Zelle rechtwinklig steht (Fig. 6, 7 und 9).

Wenn jedoch der Kern einer Ektodermzelle in Theilung begriffen ist (Fig. 7 und 9 unten), so nimmt zwar das Ergoplasma ebenfalls eine Spindelform an, aber die Spindelachse steht dann der äußeren Oberfläche der Zelle parallel, und zwar ordnet sich das Ergoplasma zuerst zu einer Spindel an, und dann erst beginnen die mitotischen Erscheinungen im Kerne. Den Fig. 6, 7 und 9 zufolge ist auch die Richtung der Achsen der Mitosen im Ektoderm und Entoderm verschieden, die Spindelachse der Kerntheilungsfiguren entspricht aber in allen Fällen den Längsachsen der Ergoplasmaspindeln. Im Entoderm stellt sich also die Kernspindel senkrecht zur Oberfläche der Zelle, im Ektoderm parallel zu derselben. Auf die wichtige Bedeutung dieser Verschiedenheiten werde ich im Folgenden zurückkommen.

Dass das Ergoplasma sich zuerst in der Richtung der Spindelachse der aufzutretenden Mitose anordnet, ist eine Thatsache, welche mir darauf hinzudeuten scheint, dass hierbei die Rolle des activen und ordnenden Elementes, wie ich auch früher (im 1. Theile dieser Arbeit) ausgesprochen habe, wesentlich dem Ergoplasma zugeschrieben werden muss. In Eiern, welche weniger Dotter und nicht, wie bei *Distaplia*, in Gestalt großer Dotterkörper enthalten, wird dieses Phänomen schwerer zu beobachten sein. Bei *Clavellina* aber tritt dasselbe desswegen nicht in einer auffälligen Form zu Tage, weil hier die Längsachsen aller Theilungsspindeln während der Furchung parallel zur äußeren Oberfläche des Keimes stehen, also wie es bei *Distaplia* nur im Ektoderm der Fall ist. »Pendant toute la durée de la segmentation«, sagen van Beneden & Julin, »les phénomènes de division cellulaire procèdent d'arrière en avant. en ce sens que dans toutes les cellules les sillons de segmentation apparaissent d'abord sur la face dirigée vers l'arrière« (1 pag. 440).

Bei *Clavellina* prägen sich die Unterschiede zwischen den Elementen der beiden primären Keimblätter schon frühzeitig aus, indem die Zellen des Ektoderms bei ihren rasch auf einander folgenden Theilungen ihre Dottersubstanz viel schneller assimiliren als die Entodermzellen (Taf. 23 Fig. 71—75). Bei den einfachen Ascidien sind die Entodermzellen oft besonders gefärbt, und Seeliger theilt von seiner *Clavellina* mit, dass sie sich bereits auf dem 16-Stadium durch eine gelbliche Färbung auszeichnen (pag. 50).

Bis zum Stadium unserer Fig. 8 und 9 ließ die Entwicklung von *Distaplia* im Wesentlichen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der von *Clavellina* erkennen. Von hier ab trennen sich die Wege. Das

abweichende Verhalten von *D.* wird dadurch eingeleitet, dass die Entodermzellen eine andere Theilungsrichtung einschlagen. Während die Ektodermzellen sich so theilen, dass die von ihnen eingenommene Oberfläche stets vergrößert wird, und sie dadurch mehr und mehr zur Umwachsung der Entodermzellen an Boden gewinnen, theilen sich die letzteren derart, dass ihre Kernspindeln parallel zur Dorsoventralachse stehen. Dadurch entsteht an der dorsalen Fläche des Keimes bald eine 2. Schicht entodermaler Elemente, die sich im Folgenden zu einer »Entodermplatte« anordnen, deren weitere Entwicklung wir im nächsten Kapitel zu betrachten haben (Taf. 18 Fig. 10—12).

Fragen wir uns nun, bis zu welchem Stadium die Entwicklung von *Clavellina* und *Distaplia* in übereinstimmender Weise verläuft, so können wir dasselbe als eine Plakula im Sinne Bütschli's bezeichnen, welchen Terminus van Beneden & Julin für die achtzellige Entwicklungsstufe der *Clavellina* ebenfalls in Anwendung bringen.

Mit einigen Worten möchte ich hier noch eines Punktes erwähnen, welcher mir nicht ohne Interesse zu sein scheint. Auf den soeben beschriebenen Stadien von *Distaplia* findet sich, wie wir sahen, keine geräumige Furchungshöhle, wohl aber kleinere, mit Abortiveiern gefüllte Lücken zwischen den Zellen der beiden primären Keimblätter (Fig. 5—9). Wie die Abortiveier in die Lücken hineingerathen, lässt sich leicht verstehen, wenn man sich daran erinnert, dass sie schon in der kleinen Furchungshöhle des zweizelligen Stadiums (Fig. 2 *F*) vorhanden waren (vgl. oben pag. 536). Während der folgenden Zelltheilungen werden die in einem Haufen liegenden Abortiveier aus einander gedrängt und nehmen nun in den Lücken Platz. Mit anderen Worten: die auf dem zweizelligen Stadium einheitliche Furchungshöhle hat sich in eine Anzahl von Spalträumen zwischen den Zellen der primären Keimblätter getheilt. Später verschwinden diese Lücken und damit auch die in ihnen enthaltenen Abortiveier. Über das Schicksal der letzteren kann ich Folgendes anführen. In Fig. 8 sieht man, dass 2 Entodermzellen außer ihrem Kerne noch ein sich stärker färbendes Gebilde (*Aov*) enthalten. Das Studium zahlreicher Schnitte lehrt nun, dass diese Körper nichts Anderes sind, als von den Entodermzellen aufgenommene Abortiveier, welche dann auch nicht selten Zustände darbieten, die auf ihre spätere Auflösung in diesen Zellen hindeuten. Die Annahme, die ich auf pag. 134 des 1. Theiles der Arbeit ausgesprochen habe, dass

nämlich die Abortiveier zum Theil den Entodermzellen als Nahrungsmaterial dienen, findet somit eine thatsächliche Begründung.

3. Die Gastrulation und die Entstehung des Vorderdarmes.

Streng genommen gehören die im vorigen Abschnitte beschriebenen Figuren 6 und 9 nicht mehr in den Rahmen dieses Capitels, weil die Entodermzellen wenigstens zum Theil bereits in Theilung begriffen waren, welche die bisher zweischichtige Anlage in eine mehrschichtige umzugestalten beginnt.

Wenn wir uns vorerst noch zu *Clavellina* wenden, so werden die Veränderungen, welche bei ihr dem Plakula-Stadium nachfolgen, von Seeliger und von van Beneden & Julin annähernd in übereinstimmender Weise geschildert. »La face endodermique ou dorsale s'aplatit d'abord; puis elle devient concave et la dépression délimitée par l'endoderme, s'approfondissant de plus en plus, devient l'archenteron de la gastrula. Cette cavité est dirigée, chez la gastrula, de haut en bas et d'arrière en avant. La calotte ectodermique est devenue plus mince; elle s'est étendue en surface: elle gagne bientôt la face dorsale de la larve. Le bord de la calotte atteint alors le bord de l'orifice d'invagination, qui n'est autre que le blastopore« (1 pag. 438—439). Nach Seeliger kommt die Gastrula durch einen Process zur Ausbildung, der »zwischen Invagination und Umwachsung die Mitte hält« (pag. 51). Diese Anschauung ist vollkommen zutreffend; denn ein typischer Gastrulationsprocess durch Invagination oder Embolie, so, wie er bei *Amphioxus* und *Phallusia mamillata* nach Kowalewsky stattfindet, kommt bei *Clavellina* nicht vor. Er kann schon aus dem Grunde hier nicht vorkommen, weil eine geräumige, für die Invagination des Blastoderms geeignete Furchungshöhle fehlt. Der Urdarm verdankt bei *Clavellina* seine Entstehung einer anfänglichen Abflachung der Entodermzellen und einer darauf folgenden Erhebung der Seitenränder der Plakula, welche letzteren einander entgegenwachsen und den Blastoporus allmählich verengern. Dieser Umwachsungsprocess hat aber seinen Sitz hauptsächlich in den Ektodermzellen, welche sich rascher vermehren und so zu einer Ausdehnung des Ektoderms nach der dorsalen Fläche des Embryos führen. Die dorsal gelegenen Entodermzellen werden schließlich von Ektodermelementen bedeckt, welche eben so wie die Entodermzellen den Blastoporus begrenzen helfen (Taf. 23 Fig. 71—73).

Diese bei *Clavellina* vorkommende Art der Gastrulation ist in der That weder eine wahre Embolie, noch eine wahre Epibolie, sondern ein Vorgang sui generis. Im Folgenden werde ich sie als Pseudembolie bezeichnen.

Die Zustände bei *Clavellina* sind für uns desswegen von großer Wichtigkeit, weil der hier wirkende Umwachsungsprocess sich bei *Distaplia* noch in viel höherem Maße vollzieht und in so fern noch eine Complication erfährt, als er mit einer in dorso-ventraler Richtung vor sich gehenden Vermehrung der Entodermzellen verbunden ist. Gegenüber der bedeutenden Rolle, welche der Umwachsungsprocess bei *Distaplia* spielt, tritt die eigentliche Pseudembolie wesentlich zurück und führt nicht mehr zur Entstehung eines Urdarmes: der Embryo bleibt auch nach Vollendung der Gastrulation eine Zeit lang als ein solides, jedes Binnenraumes entbehrendes Gebilde bestehen.

Die Figur, zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen (Taf. 18 Fig. 10), ist ein Querschnitt eines Stadiums, das schon bedeutend weiter vorgerückt ist, als dasjenige der Fig. 6 und 9. Aus den Präparaten einiger Zwischenstadien, die mir zu Gesicht kamen, ließ sich die Anschauung gewinnen, dass jede Entodermzelle eine viel kleinere Zelle durch mitotische Theilung nach der oberen, dorsalen Fläche hin (Fig. 6 und 9) abgiebt. Diese neuentstandenen kleineren Zellen liegen anfangs jede genau über ihrer Mutterzelle, wie es Fig. 10 verdeutlicht. Erst später treten gegenseitige Verschiebungen der oberen und unteren Entodermzellen ein, derart, dass jene sich zwischen die unteren einkeilen (Fig. 11). Diese beiden Zellenlagen fasse ich unter dem gemeinsamen Ausdruck »Entoderm« zusammen und unterscheide in dem letzteren vorerst ventrale (*ve*) und dorsale (*de*) Zellen. Wir werden später sehen, dass diese Unterscheidung sich nur bis zu einem gewissen Stadium durchführen lässt. Nachdem die Entodermelemente sich weiter vermehrt haben, werden die Größenunterschiede in den Derivaten der beiden Zellenlagen weniger auffällig, und die Auseinanderhaltung der letzteren bietet keine Anhaltspunkte mehr. Diejenigen Entodermzellen nun, welche auch fernerhin die dorsale Fläche des Embryos einnehmen, fasse ich als dorsale Entodermplatte zusammen.

Die Figuren 10 und 11 zeigen ferner, dass die Zellen der Entodermplatte (*de*) in eine kontinuirliche Reihe mit den Ektodermzellen gestellt sind: es ist aber nicht so ganz leicht, an dieser Stelle die Grenzen zwischen den Elementen der primären Keimblätter zu ziehen,

um so mehr, als beide Zellenarten da, wo sie in einander übergehen, an Größe nur unbedeutend verschieden sind und ihre histologischen Charaktere ebenfalls keine guten Merkmale darbieten. Ich war desshalb lange Zeit der Meinung (2), es hier nicht mit dorsalen Entodermzellen, sondern mit Ektodermzellen zu thun zu haben, und vermochte sogar, dieses Stadium mit einer Beobachtung KUPFFER's in Einklang zu bringen, der zufolge bei *Ascidia canina* eine mehrschichtige Blastula (1 pag. 129—130, Taf. 8 Fig. 7) bestand, und später erst der Einstülpungsprocess erfolgte. Nach der Entdeckung der in dorso-ventraler Richtung sich vollziehenden Theilung der ersten Entodermzellen musste ich zu einer anderen Auffassung kommen und die Processe, welche auf späteren Stadien vor sich gehen, auch in einem anderen Lichte betrachten.

Auf Taf. 19 habe ich eine Querschnittserie von einem Embryo abgebildet, der etwas älter ist als der von Fig. 10, 11 und 12. (Auf diesen Längsschnitt komme ich weiter unten noch zu sprechen.) Er ist nicht mehr wie bisher annähernd kugelrund, sondern sein einer Pol, den wir später als den hinteren kennen lernen werden, hat sich merklich zugespitzt, der andere, vordere hingegen ist entsprechend verdickt. Der ganze Embryo hat jetzt eine mehr oder weniger ovale Form, welche am Längsschnitte (Taf. 18 Fig. 12) wohl zu erkennen, aber noch nicht zur völligen Ausbildung, wie am Objecte der Querschnittserie, gelangt ist. Die dorsale Fläche, welche auf dem Plakula-Stadium abgeflacht war und sich nach der Vermehrung der Entodermzellen (Fig. 10 und 11) wieder etwas gewölbt hatte, zeigt nach dem hinteren Pole zu abermals eine Abflachung (vgl. auch Fig. 12).

Die Querschnitte auf Taf. 19 stellen eine continuirliche Serie dar, welche ganz in der Nähe des vorderen Poles mit Fig. 13 beginnt und sich so weit nach hinten erstreckt wie die auch am ganzen Object sichtbar gewesene Abflachung der dorsalen Fläche (Entodermplatte) reicht (Fig. 24). Die Dotterkörper, die ich in den Abbildungen nicht wiedergegeben habe, erfüllen in gleichmäßiger Weise die Zellen der beiden Keimblätter, und es ist auch auf diesem bereits vorgerückten Stadium noch nicht möglich, scharfe histologische Unterschiede zwischen den Derivaten der Ento- und Ektodermzellen zu finden.

Betrachten wir zunächst die Elemente des oberen Keimblattes. Man kann von ihnen im Allgemeinen sagen, dass sie auf der ventralen Fläche des Embryos größer sind, nach den beiden

Seiten und nach oben (dorsal) successive an Größe abnehmen; die kleinsten von ihnen bilden auf der dorsalen Fläche eine gleichmäßige Umrahmung um die hier gelegenen Zellen der Entodermplatte (vgl. namentlich die Fig. 14—18 *Enp*, 19 u. 20 *Pgr*). Auf diese Weise bildet sich um die Entodermplatte ein dorsaler Ring von kleineren Ektodermzellen, die sehr bald auch durch eine intensivere Färbung in Carmin sich auszeichnen und dadurch sich nicht nur von den benachbarten Entodermzellen, sondern auch von den übrigen Ektodermzellen merklich unterscheiden. Sie enthalten etwas weniger Dotterkörper, zeigen hingegen eine entsprechende Zunahme ihres Ergoplasmas und einen relativ großen Kern. Die stärkere Färbbarkeit dieser Zellen rührt eben von dem Vorhandensein einer verhältnismäßig größeren Menge Ergoplasmas her, das die Eigenschaft besitzt, sich in Boraxcarmin leicht rosa zu färben. Wir werden sehen, dass die Zellen des ektodermalen Ringes in die Bildung der sich später differenzirenden »Nervenplatte« eingehen, und können daher den Zellenring eben so gut als Nervenring bezeichnen. Die specifischen Eigenschaften dieser Zellen erhalten sich auch während der folgenden Entwicklung und sind Charaktere von echten Nervenzellen (vgl. namentlich Fig. 17—19 *Nz*).

Fassen wir die hinteren Schnitte der Serie ins Auge, so sehen wir, dass auf dem letzten abgebildeten Schnitte (Fig. 24) die Elemente des Nervenringes fehlen, dass derselbe (*Np*) vielmehr auf dem Schnitte Fig. 23 einen scharfen Abschluss findet. Dieser wird von 4 transversal gestellten Zellen gebildet, welche auf dem vorhergehenden Schnitte ebenfalls noch getroffen sind (Fig. 22 *Np*). Aber hier liegen die medialen Nervenzellen nicht dicht an einander, sondern lassen einen Zwischenraum wahrnehmen. Aus der Combination der Verhältnisse der Fig. 22 und 23 geht also hervor, dass die medialen Nervenzellen von den Seiten her gegen die Medianlinie rücken, wobei ihre hinteren Enden zuerst zur Vereinigung kommen. An Medianschnitten sieht man diese Anordnungen nicht: ein genau durch die Medianlinie geführter Schnitt trifft hier überhaupt keine Nervenzellen. Erst etwas seitliche Schnitte zeigen, dass die Nervenzellen sich in der That zuerst am hinteren Körperende ausbilden und sich auch hier zuerst zu einer geschlossenen »Nervenplatte« anordnen (Taf. 18 Fig. 12 *Nz*). Weiter vorn geführte Schnitte zeigen, dass die Nervenzellen der mittleren Region des Embryos jederseits die dorsalsten Ektodermelemente sind, welche von einander zunächst durch die ganze Breite der Entodermplatte getrennt werden. Diese

Verhältnisse treten am anschaulichsten in den Fig. 18—20 hervor. An der vorderen Circumferenz des Nervenringes fehlt die regelmäßige Anordnung der Nervenzellen, wie sie am hinteren Pole des Embryos zur Beobachtung kam. Sei es, dass die vordere Grenze des Nervenringes an Schnitten überhaupt nicht in klarer Weise hervortritt, weil Querschnitte in dieser Region bereits unregelmäßige Bilder zu geben anfangen, sei es, dass die Nervenzellen auf diesem Stadium vorn sich noch nicht deutlich von den benachbarten Ektodermzellen abheben, kurz, eine deutliche Nervenplatte ist vorn noch nicht entwickelt, und wir können mit Bestimmtheit angeben, dass sie zuerst am hinteren Pole auftritt (Taf. 19 Fig. 13).

Längsschnitte können über diesen Punkt keinen sicheren Aufschluss geben. Fig. 12, einem etwas jüngeren Embryo entnommen, zeigt, dass die Entodermplatte vorn ebenfalls an kleinere Ektodermzellen stößt, die zwar einen nervösen Charakter zu haben scheinen, sich aber doch viel weniger scharf von den übrigen Ektodermzellen unterscheiden, als hinten.

Hervorgehoben muss noch werden, dass die Theilungsrichtung der Ektodermzellen dieselbe wie früher geblieben ist: die Theilungsspindeln ihrer Kerne stehen mit ihrer Längsachse der äußeren Oberfläche der Zellen parallel (Fig. 17, 18 und 12).

Gehen wir zur Betrachtung der Entodermelemente unserer Querschnittserie und der Fig. 12 über. Was zunächst die letztere angeht, so können wir hier noch die früheren beiden Zellenlagen unterscheiden (*de* und *ve*), müssen jedoch darauf aufmerksam machen, dass zwischen dieselben sich bereits Zellen eingeschoben haben, welche sicher Derivate der dorsalen Entodermschicht sind. Sie dienen nicht zur Begrenzung der dorsalen Oberfläche, gehören also auch nicht zu den Zellen, die in die Bildung der Entodermplatte eingehen. Mitosen, welche häufig in den Zellen der oberen Lage angetroffen werden und die auf dem Stadium der Plakula einmal die von ihnen eingeschlagene Richtung beibehalten, sind hier in den ventralen Entodermzellen nicht vorhanden (Taf. 18 Fig. 12 links). Es ist daraus ersichtlich, dass die letzteren nach ihrer Entstehung sich zunächst nicht weiter vermehren und längere Zeit ihre ursprüngliche Größe bewahren. Der Hauptsitz der Vermehrung im Entoderm befindet sich also in den Zellen der oberen Lage. Es herrscht keine regelmäßige Anordnung in den Zellen der Entodermplatte. Ihre oberen Contouren buchten sich nach der dorsalen Seite hin etwas aus, und von oben betrachtet erscheint die Platte als ein ovales Feld, das

von den Grenzlinien der Zellen mosaikartig durchsetzt wird. Hierbei ist zu bemerken, dass die früher vorhandene, noch in der Fig. 10 sichtbare symmetrische Vertheilung sich nach und nach verwischt hat, und dass aus den medianwärts gelegenen Grenzlinien der Zellen sich eine Medianlinie nicht construiren lässt. Wollte man dieses dennoch versuchen, so würde sie einen zickzackartigen Verlauf nehmen, da die Zellen der einen Seite des Embryos in die andere übergreifen. Dies tritt auch an der Querschnittserie deutlich zu Tage und kann nicht etwa von einer ein wenig schiefen Richtung der Schnitte herrühren.

Die Frage nun, wann die ersten asymmetrischen Erscheinungen bei *Distaplia* auftreten, lässt sich dahin beantworten, dass sie, durch die gegenseitigen, bereits oben pag. 550 erwähnten Verschiebungen zwischen den ventralen und dorsalen Entodermzellen eingeleitet, auf dem Stadium zwischen Fig. 10 und 11 zum Vorschein kommen.

Es ist von Interesse, dass die strenge Symmetrie, welche bei *Clavellina* auch den weiteren Theilungen der Zellen zu Grunde liegt, bei *Distaplia* durch einen Process gestört wird, durch welchen sich die Entwicklung beider Species von einander unterscheidet. Die Theilungsrichtung der Zellen bleibt bei *Clav.* auch weiterhin in den beiden Keimblättern die gleiche, während sie bei *Distaplia*, wie wir sahen, von der Plakula an im Entoderm und Ektoderm verschieden wird. Auch auf dem Stadium, welchem die Querschnittserie (Taf. 19) entnommen ist, dauert diese Verschiedenheit fort, indem die Theilungsspindeln der Entodermzellen alle mehr oder weniger der Dorsoventralachse des Embryos parallel stehen (Fig. 16, 19. 21 und 22).

Die Vermehrung der Entodermzellen geht auch bei diesem Embryo hauptsächlich in der dorsalen Region vor sich, aber nicht in der ganzen Ausdehnung der Anlage gleichmäßig. Am hinteren Pole erfolgt sie etwas rascher als vorn, und dies tritt später noch viel ausgeprägter zu Tage; lateral geht sie wiederum rascher vor sich als in der Nähe der Mediane. Der letztere Umstand führt bald dazu, dass an den Seiten der Entodermplatte die Zellen kleiner werden und auf dem Querschnitte zuweilen jetzt schon als besondere Gruppen hervortreten, welche aber einstweilen noch nicht genügend von den benachbarten Entodermzellen abgegrenzt werden können. Jedenfalls liegen sie immer unter dem Ektoderm und dem Nervenringe, und ihre dorsalen Elemente nehmen Antheil an der unteren resp. lateralen Begrenzung der embryonalen Rückenfläche (Taf. 19

Fig. 14—18 *Gm*). Diese Zellgruppen spielen im weiteren Verlaufe der Entwicklung eine bedeutende Rolle, indem sie die ersten deutlich erkennbaren Anlagen des mittleren Keimblattes sind.

Das Mesoderm differenzirt sich, wie Querschnitte zeigen, in der vorderen Partie des Embryos zuerst; dies stimmt mit den Befunden SEELIGER's und VAN BENEDEN & JULIN's an *Clavellina* überein. In der Reihe weiter hinten gelegener Schnitte verstreicht die Mesodermanlage ganz allmählich; ihre Stelle wird durch größere Zellen eingenommen, die sich von den übrigen Elementen der Entodermplatte gar nicht unterscheiden (Fig. 19 ff.).

Diese kurzen Hinweise auf die Art der Entstehung des Mesoderms, welchem wir im Folgenden ein besonderes Capitel widmen werden, mögen für jetzt genügen.

Aus der beschriebenen Schnittserie ist ferner ersichtlich, dass die Rückenfläche des Embryos, die vorn nur abgeflacht ist, sich weiter hinten etwas vertieft und sich in Fig. 19 zu einer seichten und breiten Rinne gestaltet. Weiter hinten verliert sich diese Einsenkung abermals, und die Entodermplatte findet ihren jähen Abschluss an den 4 erwähnten Nervenzellen der Fig. 22 und 23.

Ich wiederhole hier ausdrücklich, dass der Boden der Rückenfläche und Rückenrinne des Embryos ausschließlich von Entodermzellen gebildet wird. Es ist dies eine Thatsache von großer Bedeutung, wenn es sich um die Beurtheilung der späteren Vorgänge handelt. Ich will nur noch hervorheben, dass da, wo die Einsenkung der Rückenfläche tiefer wird (Fig. 19), die sie begrenzenden Zellen der Entodermplatte eine radiäre Stellung zu ihr einzunehmen bestrebt sind. Dies wird zweifelsohne durch das Entgegenwachsen der seitlichen Ränder der Rückenfläche hervorgerufen: die freien, dorsalen Ränder der Entodermzellen werden an einander geschoben, wodurch die Zellen zusammengedrückt werden, an Länge aber entsprechend zunehmen.

Betrachten wir nun einen etwas älteren Embryo, von dem die Fig. 25—32 (Taf. 19 und 20) uns Querschnitte vorführen. Die letzteren sind einer Serie entnommen. Der Schnitt Fig. 25 liegt am meisten vorn und ist der 9. der Serie (bei einer Schnittdicke von 15 μ). Die folgende Figur ist der 15. Schnitt der Serie. Die Schnitte zwischen Fig. 25 und 26 (also 5 an Zahl) bieten ungefähr dieselben Verhältnisse wie Fig. 25, was mit nur unwesentlichen Abweichungen auch von den vor Fig. 24 gelegenen 9 Schnitten gesagt werden kann. Der Schnitt Fig. 27 ist der 17., Fig. 28 der 18., Fig. 29 der

20., Fig. 30 der 23., Fig. 31 der 25. und Fig. 32 der 27. Schnitt der Serie.

Anknüpfend an das zuletzt betrachtete Stadium muss hervorgehoben werden, dass der ganze Embryo, ohne seine Form merklich zu verändern, bedeutend gewachsen ist (vgl. auch den Längsschnitt Fig. 36). Die Processe, welche auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe ihren Anfang genommen haben, sind im jetzt zu schildernden Stadium bereits weiter vorgeschritten. So ist die Umwachsung, die am vorderen Pole des Embryos viel rascher und ohne Complicationen vor sich geht, um Vieles weiter gediehen. Schon in Fig. 12 konnten wir bemerken, dass die Ektodermzellen des vorderen, verdickten Poles des Embryos etwas weiter dorsal hinaufreichen und überhaupt vorn zahlreicher sind als hinten. An etwas älteren Embryonen (Fig. 13) ist die Umwachsung des vorderen Poles beinahe vollendet. Sie geht selbstverständlich in gleichem Maße von vorn und von den Seiten vor sich, und zwar in so schnellem Tempo, dass der Embryo der Fig. 25—32 an ungefähr 14 vorderen Schnitten eine über die dorsale Fläche ohne Unterbrechung hinziehende Ektodermschicht aufzuweisen hat (Fig. 25). Die Zellen der letzteren tragen hier nicht die Merkmale der Nervenzellen, sondern schließen sich zunächst in ihrem ganzen Umfange den gewöhnlichen Ektodermzellen an. Wir werden im Folgenden sehen, dass ein Theil dieser Zellen, und zwar derjenige, der an die Nervenzellen der Fig. 26 angrenzt, sich später in Nervenelemente umbildet, aber eine abweichende, sich der übrigen Anlage des Nervensystems nicht anschließende Art der Entwicklung durchmacht.

Was wir aber jetzt besonders betonen müssen, ist der Umstand, dass die ganze vordere Partie des Entoderms bis in die Region des Schnittes Fig. 26 durch das Ektoderm in gleichmäßiger, einfacher Weise überwachsen worden ist, dass ferner die jetzt die dorsale Fläche dieser Region einnehmenden Ektodermzellen sich nicht zu einer gesonderten Nervenplatte anordnen. Im Hinblick auf die in der hinteren Region des Embryos vor sich gehenden Processe, die, wie wir gleich sehen werden, in viel complicirterer Weise ihren Verlauf nehmen, bezeichne ich die vordere Region als die epibolische.

Wenn also die Vorgänge in der vorderen Embryonalregion als eine reine, ungetrübte Epibolie aufgefasst werden müssen, so kann die gleiche Auffassung nicht auf die hintere Region übertragen werden.

Hier haben wir es mit einem Processe zu thun, der sich auf das engste an die Gastrulation bei *Clavellina* anschließt und den wir am Eingange dieses Capitels als Pseudembolie bezeichnet haben. Der bedeutungsvollste Unterschied zwischen *Clavellina* und *Distaplia* besteht aber darin, dass die Pseudembolie im letzteren Falle nur vorübergehend ist, d. h. zu keiner bleibenden Bildung führt: durch sie entsteht nicht, wie es bei den socialen Ascidien die Regel ist, ein Urdarm (Vorderdarm) mit seinen Derivaten, sondern seine ganze Anlage verschwindet sehr bald, indem die Zellen seiner Wandung zusammenrücken und das Lumen des Urdarmes vollständig ausfüllen.

Die Grenze zwischen der epibolischen und pseudembolischen Region ist bei Embryonen aus den Stadien der Fig. 25—32 durch das Erscheinen von 4 Nervenzellen gegeben, welche ungefähr in der Mitte der dorsalen Fläche des Embryos liegen und eben so wie diejenigen, die wir am Hinterende des Embryos getroffen haben (Taf. 19 Fig. 23 und Taf. 20 Fig. 31), in einer transversalen Reihe angeordnet sind; kurz, die hintere Grenze der epibolischen Region fällt mit dem vorderen Umfange des Nervenringes zusammen. Man kann auch sagen, dass die dorsalen und hintersten Ektodermzellen des epibolischen Abschnittes sich in Nervenzellen umwandeln und den Nervenring gegen die epibolische Region abschließen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass die Form des Nervenringes im engsten Zusammenhang mit den Vorgängen, welche sich in der pseudembolischen Region abspielen, steht. Dadurch, dass die Entodermplatte sich einbuchtet und ihre Seitenränder sich einander nähern, werden die lateralen Partien des Nervenringes zusammengeführt, so dass er bei Betrachtung von oben als ein Ellipsoid erscheint, dessen große Achse in die Medianebene des Embryos fällt und dessen vordere und hintere Curve durch die 4 vorderen und 4 hinteren Nervenzellen eine Abplattung erlitten hat. Aus den Fig. 26—31 fällt es nicht schwer, sich diese Verhältnisse zu reconstruiren. Die Zellen des Nervenringes heben sich überall deutlich hervor (namentlich in Fig. 26, 29 und 31 *Np*, *Nr*).

Auf das specielle Verhalten des Nervensystems, sowie auch auf die Beschaffenheit der übrigen Ektodermzellen gehe ich hier nicht näher ein, sondern verweise theils auf die Abbildungen, theils auf das Capitel über die Entwicklung des Nervensystems.

Was nun die Entodermelemente angeht, so lässt sich über dieselben Folgendes angeben. Im vorderen, epibolischen Theile hat sich ihr Verhalten gegenüber dem des jüngeren Stadiums, Fig. 13,

im Allgemeinen nicht verändert (Fig. 25). Ihre dorsalen Zellen sind nur etwas kleiner und zahlreicher geworden, lassen aber auch hier nichts von einer symmetrischen Anordnung erkennen. Auf dem Schnitte Fig. 26 hingegen, der seiner Lage nach ungefähr dem Schnitte Fig. 14 des vorhergehenden Stadiums entsprechen würde und hier an der Grenze der epibolischen und pseudembolischen Region liegt, sind zur Seite der Zellen der Entodermplatte 2 symmetrisch gelagerte Zellgruppen vorhanden, in welchen wir die Anlagen des Mesoderms des vorigen Stadiums wiedererkennen. Ihre Zellen sind etwas kleiner geworden und lassen sich schon dadurch leicht von den Entodermzellen abgrenzen.

Die folgenden Figuren der Serie fallen sämmtlich in die pseudembolische Region, und die Schnitte Fig. 27—30 geben ein anschauliches Bild davon, wie die Pseudembolie hier von statten geht. Man versteht sie am besten, wenn man sich denkt, die Umwachsung von Seiten der Ektodermzellen geschehe auch hier in derselben Weise wie im epibolischen Theile, nur mit dem belangreichen Unterschiede, dass die Entodermzellen resp. die Zellen der Entodermplatte hier in Mitleidenschaft gezogen werden und diesen Process zugleich mit den Ektodermzellen durchmachen. Nur umwachsen sie nicht wie die letzteren in der vorderen Region einen anderen Zellencomplex, das Entoderm, sondern nur einen Raum, den sie später selbst ausfüllen. Dieser Raum ist aber nichts Anderes, als der Gastruladarm, seine äußere Öffnung entspricht dem Gastrulamund oder dem Blastoporus. Bei *Distaplia* werde ich den Gastruladarm im Folgenden als Pseudogastralgrube oder -Höhle bezeichnen.

Die Anfänge des pseudembolischen Processes fanden sich schon früher, auf dem Stadium der Fig. 13—24, also gleich nach der Ausbildung der Entodermplatte (vgl. auch das etwas jüngere Stadium der Fig. 12). Auf dem Schnitt Fig. 19 haben wir die Einsenkung der Entodermplatte resp. die Hebung der Seitenränder der Dorsalfläche wahrzunehmen versucht. Wir brauchen uns diese Verhältnisse nur noch weiter vorgerückt zu denken, um die Fig. 27—30 zu verstehen. Die Seitenränder der Rückenfläche der pseudembolischen Region haben sich bereits mächtig erhoben (namentlich in Fig. 29), wodurch die radiäre Stellung der Zellen der Entodermplatte noch viel ausgeprägter wird. Außerdem buchten sich die dorsalen, der Pseudogastralhöhle zugewendeten Enden der Zellen in dieselbe vor, so dass der Boden und die Seitenwände der letzteren ganz unregelmäßige Contouren erhalten.

Indem ich mir vorbehalte, auf die feineren Vorgänge im Umkreise der Pseudogastralhöhle im Capitel über das Mesoderm, zu welchem sie in engem Connex stehen, ausführlicher einzugehen, hebe ich nur noch hervor, dass die Pseudogastralhöhle in ihrem ganzen Umfange der pseudembolischen Region des Embryos angehört. Aus dem Verhältnis der abgebildeten Schnitte zur Reihenzahl der Schnitte der ganzen Serie (vgl. pag. 555—556 oder die Tafelerklärung) geht ferner hervor, dass die Grenze zwischen den beiden Abschnitten ungefähr in der Mitte des Embryos liegt, was auch die Längsschnitte (Taf. 20 Fig. 36, wo die Linie *dv* ungefähr diese Grenze andeutet) bestätigen.

Über die anderen, tiefer gelegenen Entodermzellen kann ich mich kurz fassen, indem ich hauptsächlich auf die Abbildungen verweise. Ich will nur erwähnen, dass sie sich vorn viel langsamer vermehren, als hinten und also vorn auch größer bleiben (Taf. 19 Fig. 25, 26, Taf. 20 Fig. 31, 32, sowie 36). Wir werden später das Resultat, zu welchem diese Differenz führt, näher kennen lernen.

Die Befunde an etwas älteren Embryonen lehren, dass der Schluss der Pseudogastralhöhle und des Blastoporus in der einmal eingeschlagenen Weise fortschreitet, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten. Die erstere schwindet also vorn zuerst, wird kleiner und rückt, wenn man so sagen darf, immer mehr nach hinten. In dem Maße nun, wie dies geschieht, kommen die seitlichen Zellen des Nervenringes in der Medianlinie zur Vereinigung, theilen sich einmal und reihen sich an die schon vorhandenen 4 vorderen Zellen (Fig. 26) an. Auf diese Weise entsteht nach und nach die Nervenplatte und kommt erst nach der Vollendung des pseudembolischen Processes in ihrem ganzen Umfange zur Ausbildung.

Längsschnitte von einem Stadium, auf welchem die Pseudogastralhöhle vorn zum Theil geschlossen ist, habe ich in den Fig. 33—36 der Taf. 20 dargestellt. Die uns von Querschnitten her bereits bekannten Verhältnisse treten namentlich am Medianschnitte (Fig. 36) recht anschaulich zu Tage. Die Pseudogastralhöhle wird einerseits von Nervenzellen, andererseits von Entodermzellen begrenzt, welche letzteren auch in der Richtung der Längsachse radiär zu derselben stehen. Aus Quer- und Längsschnitten gewinnt man also die Vorstellung, dass die Entodermzellen von der Pseudogastralhöhle aus nach allen Richtungen strahlenförmig divergiren. Sie sind in reger Theilung begriffen (vgl. auch Taf. 19 Fig. 27—29), und man

kann hinzufügen, dass der Herd der Vermehrung sich jetzt in der unmittelbaren Umgebung der Pseudogastralhöhle befindet.

Ein zur Seite des Medianschnittes gelegener Längsschnitt (Taf. 20 Fig. 35) giebt kein so instructives Bild mehr, hauptsächlich desswegen, weil er die hintere Partie des Embryos seitlich, zugleich also weiter vorn trifft. Die Pseudogastralhöhle ist hier eben noch getroffen, aber bereits von kleineren Zellen umgeben, in welchen wir sowohl nervöse Elemente als auch Zellen vor uns haben, in denen wir die Mesodermanlagen des vorigen Stadiums wiedererkennen müssen. Die Fig. 34, ein noch mehr lateral und entsprechend weiter vorn gelegener Sagittalschnitt, zeigt die Gastralhöhle nicht mehr. An ihrer Stelle finden sich kleinere Ektodermzellen, welche zum Theil wohl Elemente des Nervenringes sind, während die Mesodermanlage an Umfang zugenommen hat, was an dem nächst-lateralen Schnitte (Fig. 33) noch in höherem Maße der Fall ist.

Das folgende Stadium, dem die Querschnitte Taf. 20 Fig. 37—39 entnommen sind, zeigt überhaupt keine Pseudogastralhöhle mehr. Das ganze Gebilde verschwindet spurlos, und es bleibt auch nicht der mindeste Spalt zwischen den an der Pseudembolie betheiligt gewesenen Zellen übrig. Der Embryo ist wieder in allen seinen Theilen solid geworden. Nichtsdestoweniger ist der Unterschied zwischen diesem Embryo und dem vorhergehenden wichtig genug, indem die dorsale Fläche des ersteren nicht mehr von Entodermzellen, sondern in ihrem ganzen Umfange von Ektodermzellen hergestellt wird; im pseudembolischen Theile konstituiren sie die nun ganz ausgebildete Nervenplatte: Epibolie und Pseudembolie sind nun beendet und mit ihnen auch die ganze Gastrulation.

Die 3 angeführten Schnitte entstammen verschiedenen Regionen des Embryo. Der Schnitt Fig. 37 liegt in der vorderen, epibolischen Region. Seine Eigenthümlichkeiten gegenüber den 2 anderen, in der hinteren Hälfte gelegenen bestehen darin, dass hier keine deutlich abgegrenzte Nervenplatte vorhanden ist und die Mesodermanlagen gänzlich fehlen. Mit dem Schnitte Fig. 38 treten wir in den Bereich der pseudembolischen Region und treffen dem entsprechend eine Nervenplatte und 2 symmetrisch gelagerte Mesodermstreifen. Die Nervenzellen haben sich etwas verändert: sie haben eine kubische Gestalt angenommen, sind niedriger geworden, was wohl in erster Instanz mit der Einsenkung der ganzen Nervenplatte in Zusammenhang zu bringen ist. Diese Umgestaltungen nehmen ihren Anfang im vorderen Theile der Nervenplatte, also an einer Stelle, von

welcher aus die letztere nach hinten allmählich zur Entwicklung kommt. Hinten (Fig. 39) behalten die Nervenzellen noch längere Zeit ihre frühere Form bei und sind in Folge dessen von den benachbarten Ektodermzellen nicht in dem Maße verschieden wie vorn (Fig. 38). — Ungefähr Ähnliches lässt sich an den Mesodermzellen wahrnehmen: durch fortgesetzte Theilungen werden sie vorn kleiner (Fig. 38), hinten dagegen bleiben sie verhältnismäßig groß und sind hier, namentlich in der dorsalen Region, nicht immer deutlich von den Entodermzellen zu unterscheiden. Die Ursache hiervon liegt zum Theil darin, dass die Intensität der Vermehrung bei den Entodermzellen einer umgekehrten Richtung folgt. Sie theilen sich hinten rascher, werden kleiner und die Größenunterschiede zwischen ihnen und den Mesodermzellen fallen daher viel weniger auf als vorn.

Auf die Schnitte des folgenden Stadiums, bei welchem die Rückenwülste sich zu erheben beginnen und das Mesoderm ventralwärts vordringt (Taf. 20 Fig. 40—45), gehe ich hier nicht genauer ein, sondern verweise auf die speciellen Ausführungen in den späteren Capiteln. Hingegen möchte ich mit ein paar Worten auf die beiden Längsschnitte Taf. 21 Fig. 46 und 47 hinweisen. Sie rühren beide von einem Embryo her, dessen Entwicklungsstufe ungefähr der der Fig. 40—45 entspricht. Fig. 46 ist ein Medianschnitt, von welchem nur die pseudembolische Region dargestellt ist; Fig. 47 ein Lateralschnitt. Wenn diese Figuren, wenigstens vor der Hand, auch nichts wesentlich Neues lehren, so führen sie das bereits Bekannte doch auf eine recht anschauliche Weise vor. Die Unterschiede zwischen den beiden Regionen des Embryos sind deutlich ausgeprägt: man sieht, wie die Nervenplatte (*Np*) in ihrem ganzen Umfange dem hinteren Abschnitt zugehört und wie die vor ihr liegenden Ektodermelemente sich in ihrem Verhalten den gewöhnlichen Zellen des oberen Keimblattes anschließen (Fig. 47). An der Grenze zwischen den beiden trifft man gewöhnlich zahlreiche Mitosen in den Nervenzellen (Fig. 47); dies ist hauptsächlich die Stelle, welche der in die Länge wachsenden Nervenplatte neue Elemente liefert. Die übrigen Ektodermzellen gewinnen am hinteren Ende eine mehr cylindrische Gestalt und zeigen von oben betrachtet eine sechseckige Form. Die größten finden sich auf der ventralen und vorderen Oberfläche des Embryos. An den Entodermzellen prägt sich der Gegensatz zwischen Vorn und Hinten immer mehr aus (Fig. 47), so dass man eine vordere großzellige und eine hintere kleinzellige Hälfte des Entoderms unterscheiden kann. An dem Medianschnitte Fig. 46 sieht man, wie die

Entodermzellen allmählich kleiner werden, sich bis zum Ektoderm des hinteren Endes erstrecken und hier mit einer deutlich vom übrigen Entoderm sich absetzenden Doppelreihe von kleinen Zellen (*Cd*) abschließen. Wir werden später sehen, dass dies die Anlage des Caudaldarmes ist. Am Sagittalschnitt (Fig. 47) ist hinten kein Entoderm mehr getroffen, statt dessen aber mehrere Reihen von bedeutend kleineren Zellen, die nichts Anderes sind als die Mesodermelemente des hinteren Embryonalendes.

Endlich tritt auch die äußere Form des Embryos an den beiden Längsschnitten deutlich zu Tage. Man sieht, namentlich wenn man die Fig. 47 mit Taf. 18 Fig. 12 vergleicht, dass er bedeutend in die Länge gewachsen ist und sich hinten viel mehr zugespitzt hat. Hingegen ist der histologische Charakter aller Zellen, mit der einzigen Ausnahme der Nervenzellen, fast ganz derselbe geblieben. Wie auf den bisher betrachteten Stadien sind alle Zellen prall mit Dotterkörpern gefüllt und nur bei den Nervenzellen hat die Resorption derselben begonnen. Die Kerne der Entodermzellen haben ihre frühere Beschaffenheit und Lage innerhalb der Zellen nicht modificirt, diejenigen der Ektodermzellen sind aber sämmtlich an die äußere Peripherie gerückt und unterscheiden sich so von den Kernen der Nervenzellen, welche stets in der Mitte der Zellen liegen und größer und chromatinreicher sind (Taf. 21 Fig. 47).

Histologische Unterschiede zwischen den Entoderm- und Mesodermzellen lassen sich noch nicht nachweisen.

Zur Ergänzung der in diesem Capitel besprochenen Vorgänge will ich einige Worte über die Entstehung des Vorderdarmes mittheilen, indem ich mir vorbehalte, seine ganze Bildungsgeschichte später ausführlicher zu behandeln.

Der Vorderdarm, Urdarm, die spätere Kiemenhöhle, erscheint zu gleicher Zeit mit den sich erhebenden Rückenwülsten, also bald nach dem Abschlusse der Gastrulation. Er entsteht innerhalb des Entoderms durch ein Auseinanderweichen der Zellen desselben, kurz, durch Delamination. Die Anfänge seines Lumens sind schwer wahrzunehmen, und auf Schnitten ist man oft dazu geneigt, sie als künstliche Lücken zwischen den Zellen aufzufassen. Wenn man indessen mediane Längsschnitte durch solche Stadien, welche der Bildung des Darmlumens unmittelbar vorausgehen, ins Auge fasst — allerdings erst, nachdem man sich an späteren Stadien über den Ort der Entstehung des Darmlumens genau orientirt hat — so fällt eine Grenzlinie zwischen

den Entodermzellen der hinteren Partie auf, längs welcher die Delamination sich später vollzieht (Fig. 46 *Vd*). Sie zieht bogenförmig von oben (dorsal) vorn nach unten hinten und trennt eine hintere, kleinere Partie des embryonalen Entoderms von einer vorderen, größeren ab. Der hintere Abschnitt ist kleinzellig und lässt eine gewisse Gruppirung seiner Zellen erkennen; es ist die Anlage der Chorda dorsalis (*cb*).

Die ersten Spalträume nun, welche sicher die Anfänge der Darmhöhle sind, erscheinen in der Regel, jedoch nicht immer, an den peripheren Enden der Linie *Vd*, welche letztere, körperlich gedacht, im Embryo eine nach hinten concave Scheibe bildet. Es entsteht dann zunächst ein peripherer kreisförmiger Hohlraum, der allmählich längs der Linie *Vd* in die Tiefe vordringt und sich nach und nach erweitert. Fig. 48 stellt ein bereits vorgerückteres Stadium der Vorderdarmbildung dar und ist ein Flach- oder Frontalschnitt des Embryos. Zu beiden Seiten ist das Lumen des Darmes getroffen, während in der Mitte noch ein Zusammenhang zwischen den Zellen des vorderen und hinteren Entodermtheiles fortbesteht. In Fig. 51 sieht man, dass das Lumen des Darmes in diesem Falle in seiner ganzen Ausdehnung zu gleicher Zeit entstanden ist.

Der Vorderdarm nimmt in demselben Maße an Ausdehnung zu wie der Embryo in die Länge wächst (Fig. 51—54), und wir irren vielleicht nicht, wenn wir auch seine Entstehung in Zusammenhang mit dem Längenwachsthum des Embryos bringen. Zu dieser Zeit sind nämlich im Entoderm nur noch selten Mitosen anzutreffen, hingegen sind sie im oberen und mittleren Keimblatte sehr zahlreich. Es beruht aber das Längenwachsthum jetzt hauptsächlich auf einer Ausdehnung des Ekto- und Mesoderms, wobei das Entoderm sich nahezu passiv verhält; und so wird es klar, dass die Entodermzellen aus einander weichen müssen, was nothwendig zur Bildung eines Lumens führt. Letzteres erreicht nach und nach eine geradezu enorme Ausdehnung (Fig. 54) und ist mit einer glashellen und strukturlosen, vielleicht zähflüssigen Masse erfüllt. Durch diese Ausdehnung des Vorderdarmes werden das vordere und hintere Stück des Entoderms weit aus einander gebracht. Die Zellen des letzteren bilden sich nach und nach in Chordazellen und in die Elemente des Caudaldarmes um, während die Zellen des ersteren ihrer Hauptmasse nach lange Zeit noch als Reservematerial unverändert bestehen bleiben und erst viel später sich allesammt in Mesenchymelemente auflösen.

Ehe wir zu den speciellen Capiteln über die weitere Entwicklung der Keimblätter übergehen, wollen wir die uns bisher bekannt gewordenen Vorgänge bei der Entwicklung von *Distaplia* vom vergleichenden Standpunkte aus zu beleuchten versuchen.

4. Vergleichender Überblick über die Gastrulation der Ascidien.

a. Das Verhältnis der Gastrulation der *Distaplia* zur Gastrulation anderer Ascidien.

Die Vergleichung der ersten Stadien der Entwicklung der *Distaplia* mit denjenigen anderer Ascidien ist um so mehr geboten, als nur durch sie die oben geschilderten abweichenden Zustände im richtigen Lichte dargestellt werden können.

Auf den ersten Blick müssen diese Abweichungen als sehr bedeutend erscheinen. Indessen entstehen auch sie nicht plötzlich, sondern als Folge von Zuständen, die schon frühzeitig vorgebildet sein müssen. Unsere erste Aufgabe wird darin bestehen, zu präcisiren, worin die Eigenthümlichkeiten der *Distaplia*-Entwicklung bestehen und wo ihre Ursache zu suchen ist.

Dass wir es hier mit einem cenogenetischen Processe zu thun haben, kann wohl nicht bestritten werden. Um uns aber dem Verständnis der einzelnen Vorgänge zu nähern, müssen wir einen Blick auf solche Entwicklungsformen werfen, welchen wir mit Fug und Recht den Charakter der Palingenese zuschreiben können.

Solche Formen finden sich bei den solitären Ascidien. Hiermit soll keineswegs gesagt sein, dass ich den palingenetischen Charakter in der Entwicklung der solitären Ascidien ohne Weiteres, a priori, annehme. Ich gehe vielmehr von dem Standpunkte aus, dass die cenogenetischen Formen gerade weitere Beweise für die Palingenesis anderer Formen liefern, und dass beide Arten der Entwicklung sich in unseren Studien nothwendig gegenseitig beleuchten müssen: wie Manches aus der Cenogenese nur dann verständlich wird, wenn man die hierzu gehörige palingenetische Form kennt, so ist dasselbe auch umgekehrt der Fall. Abgesehen davon, dass die cenogenetischen Entwicklungsprocesse an sich schon ein großes Interesse bieten, treten bei ihnen manche Vorgänge deutlicher, prägnanter hervor. Vieles erscheint auf die Spitze getrieben, macht uns

aber auf gewisse Processe aufmerksam, welche bei der palingenetischen Entwicklung oft nicht mit der wünschenswerthen Deutlichkeit hervortreten. Desshalb glaube ich, dass die cenogenetischen Processe durchaus nicht vernachlässigt werden sollen. Es ist dabei nicht zu vergessen, dass die Cenogenese uns niemals Erscheinungen vorführt, welche außer allem Zusammenhang mit der Palingenese stehen, vielmehr den Grundtypus der Entwicklung auf das Treueste bewahren und gerade desshalb interessant und lehrreich sind.

Ich gehe nun zu einer litterarisch-kritischen Übersicht über, welche zeigen soll, wie die Entwicklung innerhalb der Gruppe der Ascidien, von den solitären durch die socialen bis zu den zusammengesetzten Formen hin ganz allmählich vom palingenetischen Modus abweicht.

Schon in der älteren Untersuchung Krohn's findet sich die Angabe, dass die Furchung des Dotters bei den Phallusien, wenigstens während der ersten Stadien, »nach einer sehr regelmäßigen Progression von statten geht« (pag. 314).

Nach der bereits 1866 erschienenen Arbeit Kowalewsky's (2) scheint die Furchung bei *Phallusia mamillata* und *Ascidia* (*Ciona*) *intestinalis* nahezu eine äquale zu sein; wenigstens lässt sich aus Text und Abbildungen kein Größenunterschied der Furchungskugeln vor der Gastrulation ersehen. Bei 16 Blastomeren findet sich bereits eine Furchungshöhle, welche auf dem folgenden Stadium (32 Blastomeren) zu einer geräumigen, allseitig begrenzten Höhle wird. »Schon auf dieser Stufe beginnt die Einstülpung der einen Seite des Eies. Das Ei legt sich zusammen und die Zellen auf einer Seite platten sich ab und beginnen sich einzustülpen« (pag. 4), worauf die Zellen der äußeren Schicht sich schneller zu vermehren anfangen, als die der inneren. Durch die Einstülpung nimmt die Furchungshöhle bedeutend an Umfang ab, streckt sich in die Länge und ist bald nur als ein dünner Streifen zwischen den »Zellen des äußeren Epithels, und denjenigen, die den Innenkörper zusammensetzen«, sichtbar. Die Furchungshöhle geht dann in die Leibeshöhle über, während die Gastrulahöhle sich zum Darmcanale heranbildet. Der Verschluss des Blastoporus erfolgt derart, dass er an den später hinteren Pol der Larve zu liegen kommt.

Bei *Ascidia canina*, dem Objecte Kupffer's, bietet die Furchung nichts Erwähnenswerthes dar. Wir können also annehmen, dass sie auch hier äqual ist. Hingegen fehlt bei dieser Art eine einschichtige Blastula. »Es sind demnach hier bei Beginn der Darmeinstül-

pung nicht zwei Blätter vorhanden, sondern es liegen Zellen zwischen ihnen, die an der Bildung der zwischen Oberhaut und Darm entstehenden Organe sich betheiligen« (1 p. 130). Die dreischichtige Anlage enthält auch hier eine Furchungshöhle, die aber nur klein ist und den Durchmesser der Zellen kaum überschreitet. Etwa 4—5 Stunden nach Beginn der Furchung erfolgt an der Oberfläche eine napfförmige Einstülpung. Die »bisher oberflächlichen Zellen, welche die Einstülpung erfahren, begrenzen jetzt einen sich nach außen öffnenden Sack, der rasch bis zum Centrum des Eies vordringt und dort mit seinem blinden Grunde die Stelle einnimmt, die vorher die Furchungshöhle inne hatte« (pag. 130). Die Lagerung des Blastoporus zur Längsachse des Embryos findet Kupffer anders, als es aus der Schilderung Kowalewsky's hervorgeht, und hier müssen wir etwas weiter ausholen. »Wenn das Ei,« sagt Kupffer, »durch die Darmeinstülpung Halbkugelform angenommen hat und die primitive Mündung am weitesten klafft, zeigt sich am Rande der Mündung eine Kerbe; der im Übrigen scharfe Rand der Mündung erscheint an einer Stelle winklig eingeschnitten. Auf diese Kerbe führt eine über die Oberfläche verlaufende Furche hin, als eine Senkung der obersten Zellenlage, wie die Fig. 9 es von oben zeigt. Sie erscheint erst als feine Linie und ich kann nicht sagen, ob sie vom Rande der Mündung oder vom anderen Ende beginnt, vertieft und verbreitet sich ein wenig, so dass die Ränder sich zu einer Zeit als deutliche Wülste zeigen . . . . . Dieses Bild ändert sich bald, indem nach dem Erscheinen der Furche die Schließung der Mündung des Darmsackes sich vollzieht und das Ei wieder der Kugelform sich nähert. Ganz erreicht es diese nicht mehr, denn bevor die Mündung sich geschlossen hat, erscheint die Bildung des Schwanzes und verlängert die Gesammtform birnförmig« (pag. 132—133). Die eben beschriebene Furche hält Kupffer für die Anlage des Nervensystems und meint, sie trete bei seinem Objecte im Verhältnis zur Schließung des Darmsackes viel früher auf, als es bei Kowalewsky's *A. mamillata* der Fall ist, wesshalb Kupffer auch im Stande gewesen ist, »genau die Lage der Furche zu der Stellung dieser Mündung anzugeben« (pag. 134). Während nun nach Kowalewsky, wie bereits erwähnt, das hintere Ende des Nervensystems gegen den Blastoporus gewendet ist, verhält es sich nach Kupffer umgekehrt. »Das von der Mündung (Blastoporus) abgewandte Ende der Furche sieht später gegen den Schwanz« (pag. 134). Hiergegen ist zuerst Kowalewsky (3) aufgetreten und nach ihm auch viele

spätere Forscher, ohne dass aber einer der letzteren eine Erklärung der betreffenden Abbildungen Kupffer's gegeben hätte.

Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass die Nervenfurche von Kupffer keine solche war. Sie ist vielmehr nichts Anderes als der optische Ausdruck der sich von hinten nach vorn an einander legenden Lippen des Blastoporus. Auf dem von Kupffer beobachteten Stadium ist, wenn unsere Erklärung zutrifft, der Blastoporus annähernd zur Hälfte geschlossen: hinten ist er noch weit offen, während durch das Aneinanderlegen der Blastoporuslippen erst noch der Boden geschaffen wird, aus welchem sich zuerst die Medullarplatte, darauf die Medullarrinne herausdifferenziren sollen. Die Zellen also, welche später in die Bildung des vorderen Theiles des Nervensystems eingehen, sind bereits an Ort und Stelle, nur ist die Rinne zwischen ihnen nicht die Nervenfurche s. str., sondern ein Spalt zwischen den noch nicht völlig an einander gelangten Lippen des Blastoporus. Kurz, es ist die Gastrularaphe im Beginn ihrer Entwicklung; sie bildet bei ihrem Übergange in den noch offenen Theil des Blastoporus eine »Kerbe«, indem sie nach beiden Seiten in die Lippen des Blastoporus continuirlich übergeht.

Mit der vorgetragenen Auffassung der Kupffer'schen Abbildung (Fig. 9) stehen seine weiteren Angaben durchaus in Einklang. »Zwischen den Stadien Fig. 11, wo die Furche noch offen ist, und Fig. 14, wo eine Höhle mit deutlichem Lumen (Nervenrohr) vorhanden, da liegt ein Zeitpunkt, während welchem der Einblick in das, was innerhalb des Körpertheiles vor sich geht, erschwert ist. An der Oberfläche sieht man die Mündung des Darmsackes (Blastoporus) sich schließen und die Furche verschwinden, so dass die Oberfläche eine continuirliche Zellenschicht, ich will sie Oberhaut nennen, ohne irgend eine ausgezeichnete Stelle zeigt« (1 pag. 134).

Auf diese Weise, glaube ich, lassen sich die Angaben und Figuren Kupffer's leicht verstehen. Wir müssen hierbei allerdings Vorn und Hinten der Taf. 8 Fig. 9 umkehren; alsdann würde auch die bei *A. canina* nach Kupffer so auffallend frühe auftretende Medullarrinne eine Erklärung finden und in Einklang mit den Objecten Kowalewsky's gebracht werden können.

Eine weitere schwierige Frage, deren Beantwortung ich nicht zu geben vermag, betrifft Kupffer's Fig. 7 und 8, von welchen die eine eine Blastula, deren Höhle »jedenfalls nicht von einer Zellenlage umgeben ist«, die andere eine Gastrula mit zum mindesten dreischichtiger Wandung darstellt. Es mag ja sein, dass die Un-

durchsichtigkeit des Materials Kupffer zu dieser Angabe führte; wenigstens ist Kowalewsky dieser Meinung, wenn er glaubt, dass die Zeichnung Kupffer's (Fig. 7) »von einem Ei entworfen ist, an welchem die Einstülpung auf der entgegengesetzten Seite schon begonnen hat«; zu der letzteren Meinung, fährt Kowalewsky fort, »führt mich besonders die Bemerkung von Kupffer, »»dass die die Höhle zunächst umgebenden Zellen anders gefärbt sind««, und die andere Färbung, wie die Fig. 8 von Kupffer zeigt, nur der eingestülpten Schicht angehört« (3 pag. 105). — Man ist natürlich dazu geneigt, sich der Meinung Kowalewsky's anzuschließen, obwohl die Frage offen gelassen werden muss, ob nicht im Falle Kupffer's eine allerdings nur wenig wahrscheinliche, frühzeitige Entwicklung des Mesoderms stattgehabt hat.

Die Untersuchungen von Lacaze Duthiers und Kupffer (2) an *Molgula*-Arten zeigten, dass die erste Entwicklung auch hier sich in allen wesentlichen Punkten dem Modus der einfachen Ascidien anschließt, obwohl das weitere Verhalten des Embryos des Eigenthümlichen genug bietet. Wenigstens sagt Kupffer von seiner *M. macrosiphonica*, die Furchung sei regelmäßig, und wenn es sich auch nicht entscheiden lasse, ob die Abplattung der einen Seite mit einer becherförmigen Einstülpung parallel gehe, so sei letzteres doch wahrscheinlich.

In einer 1882 erschienenen Abhandlung theilt Metschnikoff 3) seine Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascidia mentula* mit. Nach dieser Arbeit, auf welche wir später noch ausführlicher zu sprechen kommen, führt auch bei dieser solitären Form die Furchung zu einer »Blastula mit verdickter vegetativer Hälfte«, welche sich später einstülpt und die Wände des Blastoporus bildet. Der Blastoporus ist also nichts Anderes als die seicht konkav gewordene, spätere dorsale Fläche des Embryos. Mit dem weiteren »Fortschreiten der Invagination im Zusammenhange« steht auch »die Umgestaltung des Blastoporus, dessen beide Seitenränder gegen einander convergiren, so dass der Blastoporus nunmehr eine herzförmige Gestalt annimmt; dabei nimmt er auch merklich an Größe ab« (pag. 304). Den Schluss des Blastoporus beobachtete Metschnikoff am lebenden Objecte, und zwar an einem und demselben Exemplare, und sah, dass die Ränder des Blastoporus »im Kopftheil und am unteren [hinteren] Pole stärker, als von den Seiten wachsen . . . . Eine Zeit lang behält der Blastopor noch seine subcentrale Stelle; mit jedem weiteren Schritte wird er aber immer tiefer nach unten [hinten] gezogen«.

Weiterhin spricht Metschnikoff von einer »an den Blastopor stoßenden Ektodermfurche . . . ., welche bis zum unteren [hinteren] Körperende des Embryos reicht und sich später mit der Neuralfurche verbindet« (pag. 304).

Diese Ektodermfurche Metschnikoff's erinnert auffallend an die bereits besprochenen Beobachtungen Kupffer's. Es steht, glaube ich, nichts im Wege, wenn wir beide Gebilde identificiren und in ihnen die nahe an einander gerückten, jedoch noch nicht zur Medullarplatte verschmolzenen Ränder des Blastoporus erblicken. Jedenfalls ist die Angabe Metschnikoff's, dass diese Furche sich später mit der Neuralfurche verbindet, wohl auf keinem anderen Wege zu erklären.

Schließlich verliert der Blastoporus von *Ascidia mentula* seine »frühere Gestalt und verwandelt sich in eine beinahe kreisrunde Öffnung . . . . Die anwachsenden Ränder der Neuralfurche verdecken sie bald darauf und enthüllen sie den Augen des Beobachters« (pag. 305).

Aus den Untersuchungen Chabry's erfahren wir, dass sich *Ascidiella aspersa* ebenfalls dem Entwicklungsmodus der übrigen einfachen Ascidien auf das engste anschließt. Ich erwähnte bereits, dass die Furchung hier annähernd äqual ist, und will jetzt hinzufügen, dass selbst bei der Blastula die Ektoderm- und Entodermzellen noch nicht von einander zu unterscheiden sind. Auf dem Stadium von 32 Blastomeren besteht eine von einer einzigen Zellenschicht umgebene Furchungshöhle, welche sich aber bald bedeutend verkleinert, um schließlich gänzlich zu verschwinden. Daher erfolgt die erst jetzt eintretende Gastrulation nicht durch einen Process, den man ohne Weiteres als Embolie bezeichnen könnte. »La gastrula«, sagt Chabry, »ne se forme pas par invagination proprement dite puisque, dans notre espèce, à l'époque de sa formation, il n'existe plus de cavité de segmentation. Le procédé n'est non plus celui de l'épibolie. Il consiste en un reploiement en forme de coupe ou de sébille des bords de la blastosphère qui s'est au préalable aplatie. La face ovale d'abord plate se creuse ainsi peu à peu d'une cavité dont la plus grande profondeur, située dans le plan médian de l'animal, ne correspond cependant pas exactement au centre du disque oval, mais se trouve située un peu en avant« (pag. 214—215). Der Verschluss des Blastoporus erfolgt wie bei den Objecten Kowalewsky's symmetrisch, von beiden Seiten her, und zwar von vorn nach hinten. Ich verweise hierfür auf Taf. 19 Fig. 30—33, 37 und 38 der Abhandlung Chabry's.

Diese hier angeführten Arbeiten dürften zur Genüge demonstriren, dass die ersten Entwicklungsvorgänge der einfachen Ascidien im Großen und Ganzen einem und demselben Typus folgen: die Furchung ist überall äqual, eben so findet sich stets eine mehr oder weniger ausgebildete Furchungshöhle, welche früher oder später sich zu einem Spalt reducirt und schließlich völlig schwindet. Das Entoderm verdankt seine Entstehung einer Invagination, die nur bei *Ascidiella aspersa* vielleicht nicht ganz in der typischen Weise verläuft. Sie führt zur Entstehung des Urdarmes, dessen ursprüngliche weite Öffnung (Blastoporus) sich von vorn nach hinten derart verengt, dass sie an letzterer Stelle am spätesten schwindet.

Gehen wir zu den socialen Ascidien über, so finden wir hier Zustände, die sich bereits der Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien (*Distaplia*) merklich nähern.

Aus den Untersuchungen Seeliger's an einer von ihm nicht näher bestimmten *Clavellina*, und denen von van Beneden & Julin (1) an *C. Rissoana* geht hervor, dass die Furchung hier frühzeitig, schon im Stadium von 4 Blastomeren inäqual wird und die Furchungshöhle eine nur sehr geringe Ausbildung erfährt, ja sogar überhaupt fehlen kann (Seeliger). Das Entoderm ist schon im Stadium von 8 Blastomeren differenzirt und durch die Größe seiner Zellen wohl charakterisirt. Die Inäqualität der Furchung, sowie die Abwesenheit einer geräumigen, zur Invagination des Blastoderms geeigneten Furchungshöhle üben naturgemäß eine Wirkung auf die später erfolgende Gastrulation aus. Bei *Clavellina* kann von einer wahren Invagination nicht die Rede sein: die Furchung führt hier zunächst zu einer aus 2 Keimblättern bestehenden abgeflachten Scheibe, welche van Beneden & Julin mit Recht der Bütschli'schen Plakula vergleichen. Die darauf erfolgende Gastrulation beruht im Wesentlichen auf einer Krümmung und einem Entgegenwachsen der Ränder der Plakula, was wohl hauptsächlich auf einem ungleichen Wachsthum der beiden Keimblätter beruht. Dadurch wird die ganze Anlage zunächst becherförmig, wobei die Mündung des Urdarmes sich allmählich verengt. Wir haben diesen Process bereits als Pseudembolie bezeichnet.

Das Zusammenwachsen der Blastoporuslippen erfolgt, wie bei den solitären Ascidien, von beiden Seiten her und von vorn nach hinten, wo noch längere Zeit eine Öffnung wahrzunehmen ist, die

sich später nach VAN BENEDEN & JULIN[1] auch in einen Canalis neurentericus verwandelt (2 Taf. 7 Fig. 3*a*).

Stellen wir nun die Unterschiede zusammen, welche zwischen der Gastrulation der einfachen und socialen Ascidien vorliegen, so gipfeln sie darin, dass bei den letzteren eine Furchungshöhle sehr reducirt ist, auch ganz fehlen kann; dass dadurch auch eine wahre Invagination nicht mehr zu Stande kommt, kurz, dass die Embolie sich in Pseudembolie umgebildet hat.

Die Vorgänge hier schließen sich jenen an, welche bei den Nematoden beschrieben worden sind. Als Prototyp kann die von BÜTSCHLI (1) untersuchte Gastrulation von *Cucullanus elegans* angeführt werden, wo wie bei *Clavellina* ein geräumiges Blastocoel fehlt (BÜTSCHLI 1 Taf. 5 Fig. 2); auch ist demgemäß das Resultat der Furchung keine runde oder längliche Blastula, sondern eine zweiblätterige flache Scheibe, welche BÜTSCHLI später (2) eben als Plakula bezeichnete. VAN BENEDEN & JULIN erkannten in richtiger Weise, dass ein gewisses Stadium der *Clavellina* mit einer Plakula zu vergleichen ist. Auch die darauf folgenden Vorgänge befinden sich bei *Clavellina* und *Cucullanus* in einer gewissen Übereinstimmung. Das eine der Blätter der Zellplatte, »das späterhin zum äußeren oder oberen wird, tritt in ein schnelles Wachsthum . . . . Da das zukünftige innere Blatt dieses Wachsthum nicht mitmacht, so fängt die Platte an sich zu krümmen, wird hohl und schließlich legen sich die Ränder von verschiedenen Seiten über der Höhlung zusammen . . . . Die Mannigfaltigkeit der verschiedenen Formen, die durch diesen Process erzeugt werden, ist sehr groß und zum Theil sehr unregelmäßig gestaltet. Zuweilen, jedoch nicht häufig, trifft man auf Formen, die völlig der aus zwei Blättern gebildeten hohlen Halbkugel gleichen, die wir z. B. durch den Einstülpungsprocess bei *Sagitta* entstehen

[1] »La face endodermique ou dorsale s'aplatit d'abord; puis elle devient concave et la dépression délimitée par l'endoderme, s'approfondissant de plus en plus, devient l'archenteron de la gastrula. Cette cavité est dirigée, chez la gastrula, de haut en bas et d'arrière en avant. La calotte ectodermique est devenue plus mince; elle s'est étendue en surface; elle gagne bientôt la face dorsale de la larve. Le bord de la calotte atteint alors le bord de l'orifice d'invagination, qui n'est autre que le blastopore. Cette extension se fait à l'extrémité antérieure et sur les côtés de la larve; elle est nulle à son extrémité postérieure . . . . — Le blastopore, arrondi en avant, se termine en pointe en arrière; la forme de la gastrula peut être comparée à celle d'une pantoufle« (1 p. 438—439).

sehen« (Bütschli 1 pag. 106—107). Die Plakula von *Cucullanus* zeigt aber in so fern primitivere Eigenschaften als die von *Clavellina*, als die Zellen der beiden Keimschichten im ersteren Falle nur auf späteren Stadien verschiedene Charaktere annehmen, auf früheren hingegen in Größe und sonstiger Beschaffenheit einander vollkommen ähnlich sind. Die Zurückführung der Gastrulation auf ungleiches Wachsthum der beiden Zellenlagen der Plakula kann auf den gleichen Process bei *Clavellina* mit Erfolg übertragen werden, nur vollzieht sie sich hier nicht durch ein »einfaches Größenwachsthum« der Zellen des äußeren Keimblattes, wie es Bütschli für *Cucullanus* annehmen zu dürfen glaubt, sondern durch eine rascher vor sich gehende Vermehrung der Zellen. Demgemäß ist auch die Zahl der Ektodermzellen bei *Clavellina* noch vor Beginn der Gastrulation[1] ungefähr um $^2/_3$ größer als die Zahl der Entodermzellen (vgl. van Beneden & Julin 1 pag. 438).

Wenn die embolische Gastrula der einfachen Ascidien bei den socialen Formen modificirt erscheint und als unmittelbare Vorstufe nicht eine Blastula, sondern eine Plakula besitzt, so leitet die letztere Entwicklungsart ungezwungen zu den beschriebenen Zuständen der zusammengesetzten Ascidien hinüber. Die Epibolie, welche

---

[1] Hatschek versuchte die mechanische Seite der Gastrulation bei *Amphioxus* dadurch zu erklären, dass er die Entodermzellen die Flüssigkeit in dem Blastocoel resorbiren lässt; so müssten sich die Entodermzellen in die Blastulahöhle einstülpen. Seine eigenen Worte sind: »Wenn wir die Stadien von der Blastula bis zu dieser zweischichtigen mützenförmigen Gastrula mit einander vergleichen und namentlich die Zahl und die Größenverhältnisse der Zellen berücksichtigen, so sehen wir, dass die untere Zellenschicht, das Entoderm, wirklich nur wenig mehr als dem Dritttheil der Blastula entspricht; doch haben diese Zellen während des Einstülpungsprocesses zugleich mit dem Schwinden der Furchungshöhle an Größe zugenommen. Es ist nur dadurch zu erklären, dass die Entodermzellen die in der Furchungshöhle befindliche Flüssigkeit zum Theil resorbirt haben. Es wird uns auch dadurch die mechanische Seite des Processes erklärt. Die Entodermzellen spielen eine mehr aktive Rolle, die Ektodermzellen bilden während des ganzen Vorganges eine sich mehr passiv verhaltende Wölbung« (1 p. 29). Wir sehen, dass die Erklärung Hatschek's da nicht zutrifft, wo die Vorstufe der Gastrula nicht eine Blastula, sondern eine Plakula ist. Bei der Gastrulation der letzteren muss Activität nothwendig den Ektodermzellen zugeschrieben werden. Vielleicht ließe sich die Gastrulation auch bei *Amphioxus* auf ein ungleiches Wachsthum der beiden Zellenschichten (Vermehrung der Zellen) zurückführen, namentlich wenn man annimmt, dass die Flüssigkeit im Blastocoel von allen Blastodermzellen in gleichem Maße resorbirt wird. Es ließen sich dann für Embolie und Pseudembolie gleiche mechanische Ursachen aufstellen.

bei den socialen Formen nur andeutungsweise auftritt, spielt bei der Gastrulation von *Distaplia* die Hauptrolle, während die Embolie in gleichem Maße zurücktritt.

Solche allmähliche Abweichungen der Entwicklungsform vom ursprünglichen Typus kommen innerhalb aller Klassen der Metazoen vielfach vor; es finden sich nicht selten bedeutende Unterschiede in der Entwicklung bei Thieren, die nahe mit einander verwandt sind, ja sogar bei solchen, welche einer und derselben Familie angehören. Aber wohl nur selten lässt sich die abweichende Form so leicht und natürlich auf ihre mehr palingenetische Ahnenstufe zurückführen und die Abweichung bis zu ihrem ersten Auftreten verfolgen, wie es bei *Distaplia* der Fall ist.

Oben haben wir gesehen, dass die Furchung von *Distaplia*, wenn auch nicht in allen Beziehungen, so doch der Hauptsache nach der von *Clavellina* ähnlich ist: dass die Entwicklung beider Formen bis zur Plakula keine wesentlichen Differenzen darbietet; dass endlich auch dieses letztere Stadium zum Unterschiede von der Entwicklung der solitären Ascidien ihnen beiden gemeinsam ist. Von hier ab trennen sich die Wege: die Plakula von *Clavellina* bereitet sich von nun an zur Gastrulation vor, während sie bei *Distaplia* die ihr eigenthümliche Entwicklung durchmacht, welche sich zu allererst dadurch kund giebt, dass ihre Entodermzellen die Richtung ihrer Theilungsachsen verändern. Durch die nunmehrige Theilung der Entodermzellen in dorsoventraler Richtung entstehen neue Zellreihen, welche dann in der Gastrula diejenige Stelle einnehmen, die bei *Clavellina* der Urdarm resp. die Gastrulahöhle inne hat. Mit anderen Worten: die Gastrulation im Sinne von *Clavellina* kann bei *Distaplia* desswegen nicht erfolgen, weil die Entodermzellen durch die besondere Richtung, in der sie sich vermehren, die Urdarmhöhle selbst ausfüllen.

Der Grund, warum die Entodermzellen so plötzlich sich in anderer Richtung theilen, könnte, wie ich glaube, auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden. Es ist in Betracht zu ziehen, dass die Anwesenheit des Dotters und die damit verbundene Größe der Zellen ihre Theilung in gleiche Stücke außerordentlich verlangsamen müssen. In Folge dessen schlägt die Zelle den einzigen ihr übrig gebliebenen Weg ein und theilt sich in ungleiche Theile. Dass aber das kleinere Theilproduct in keiner anderen Richtung abgegeben werden kann, als nach der dorsalen Fläche hin, leuchtet schon aus der langgestreckten, pyramidalen Form der Zelle ein; und diese

wiederum kommt wahrscheinlich dadurch zu Stande, dass die Zellen von den zur Umwachsung strebenden Ektodermzellen von beiden Seiten her zum Theil comprimirt werden.

Wenn die eben gegebene Erklärung auch nicht erschöpfend ist und die Möglichkeit anderer Auffassungen zulässt, so ist in ihr doch wenigstens der Weg angedeutet, auf welchem die Ursachen der sich mit einem Male verändernden Richtung der Theilung der Entodermzellen zu suchen sind. Dass dieses Phänomen eine mechanische Erklärung zulässt, scheint mir unzweifelhaft zu sein. Jedenfalls ist so viel sicher, dass durch die eigenartige Vermehrung der Entodermzellen eine Gastrulation im Sinne von *Clavellina* gänzlich ausgeschlossen wird; denn in dem Maße, wie die Ektodermzellen sich vermehren und dorsalwärts vorwachsen (was in gleicher Weise auch bei *Clavellina* stattfindet), vermehren sich in der nämlichen Richtung auch die Entodermzellen und verhindern dadurch die Bildung eines zur Darmhöhle werdenden Hohlraumes. So bleibt denn nichts Anderes übrig, als dass die ursprüngliche Pseudembolie sich hier zunächst zu einer Epibolie umgestaltet.

Von großem Interesse ist es nun, dass die Umwachsung doch nicht in ihrem ganzen Umfange vollzogen wird, dass vielmehr in der hinteren Hälfte des Embryos doch noch eine Pseudembolie im Sinne von *Clavellina* stattfindet. Es betheiligen sich an dem letzteren Processe also nicht die Ektodermzellen allein, sondern auch die Entodermzellen, die hier um einen Raum (Pseudogastralgrube) herumwachsen, der weiterhin nicht bestehen bleibt, sondern durch die einander entgegenwachsenden Zellen wieder verschlossen wird. Die morphologische Deutung dieses Vorganges bietet, so viel ich sehe, keine Schwierigkeiten. Wie bereits früher erwähnt, haben wir es hier mit einem rudimentären Processe zu thun, der sich zwanglos an jenen Vorgang anschließt, durch welchen bei *Clavellina* Gastrula und Urdarm entstehen. Mithin ist der Urdarm der einfachen und socialen Ascidien bei *Distaplia* eine rasch vorübergehende Erscheinung, die für den Embryo selbst ganz ohne Werth und nur eine rudimentäre, von den Vorfahren her ererbte Bildung ist. Der später im Bereiche des Entoderms entstehende, bleibende Darm (Vorderdarm, Kiemendarm) von *Distaplia* entspricht also streng genommen dem Urdarm der einfachen und socialen Ascidien nicht. Er ist vielmehr eine Neubildung, welche als Anpassungserscheinung an die eigenthümlichen Verhältnisse der *Distaplia*-Entwicklung entstanden ist.

Die letzteren Worte sollen indessen nicht zu irrigen Anschau-

ungen führen: es ist hiermit noch nicht gesagt, dass der Vorderdarm von *Distaplia* dem gleichnamigen Gebilde anderer Ascidien nicht homolog wäre. In allen Fällen entsteht der Urdarm (Vorderdarm) aus demselben Keimblatte, also auch aus denselben schon vom Anfang der Furchung (*Clavellina*, *Distaplia*) wohl unterschiedenen Zellen und liefert auch später die gleichen Organe. Wir treten hier, meine ich, an eine Frage heran, welche derjenigen gleich kommt, ob der Urdarm einer Delaminationsgastrula — z. B. von *Eucope polystyla* nach Kowalewsky (4) oder von *Geryonia* nach Fol und Metschnikoff 4) — demjenigen einer reinen Invaginationsgastrula (Archigastrula) homolog ist. Ich zweifle nicht daran, dass diese Frage bejaht werden muss. Außerdem glaube ich, die Entstehung des Darmes durch Delamination lässt sich speciell bei *Distaplia* auf eine Erscheinung zurückführen, die vielfach bei den Metazoen auftritt, dass nämlich ursprünglich hohle Organe sich zunächst solid anlegen und erst secundär einen Hohlraum entwickeln.

Die Entstehung des Darmes bei *Distaplia* erinnert an ähnliche Vorgänge bei Larven von Schwämmen und Acalephen, wo der ganze Raum der Blastula von durch Delamination entstandenen Zellen ausgefüllt wird, Larven, welche Metschnikoff (3) als »Parenchymulae« bezeichnet und als primitivere Formen den Archigastrulae gegenüber stellt. Wie bei *Distaplia* entspricht die innere Parenchymbildung dieser Larven dem Entoderm + Mesoderm, und in beiden Fällen entsteht der Darm durch Delamination innerhalb dieses Gewebes. Metschnikoff hält nun seine Parenchymulae für primäre, die Archigastrulae Haeckel's für abgeleitete, secundär entstandene Formen. Der Darm würde bei den letzteren, nach Art vieler anderer Organe sich frühzeitig anlegen und daher zu einer Einstülpung führen. Ich kann jedoch dieser Ansicht Metschnikoff's nicht beipflichten, denn die Zustände bei *Distaplia* belehren mich eines Anderen. Nicht nur lässt sie sich in ihrer Entwicklung von Formen ableiten, die einer Archigastrula nahe stehen, sondern sie zeigt uns selbst noch Rudimente eines ursprünglich durch Einstülpung (hier durch Pseudembolie) entstehenden Darmes. Wenn also der Vorderdarm von *Distaplia* im Inneren des Entoderms (+ Mesoderms) entsteht, so ist dies sicher als secundär in Anspruch zu nehmen.

Von Interesse ist es, dass die rudimentäre Bildung des Urdarmes bei *Distaplia* sich nicht über die ganze Rückenfläche des Embryos erstreckt, dass vielmehr im vorderen Theile der Vorgang rein epibolisch ist. Das erklärt sich einerseits daraus, dass der Embryo,

wie wir später sehen werden, ein großes Vorderstück entwickelt, das an der Bildung der Organe keinen Antheil nimmt und einen Haufen Entodermzellen enthält, welche sich später in Mesenchymelemente auflösen. Andererseits könnte noch an folgende Erklärungsweise gedacht werden: da der Blastoporus der einfachen und socialen Ascidien sich von vorn nach hinten schließt, also am Hinterende auch am längsten offen bleibt, so haben wir letzteres überhaupt als das palingenetische Ende der Larve anzusehen; an dieser Stelle mussten sich also die typischen Vorgänge am längsten erhalten haben. Darin würden die Ascidien mit den Vertebraten übereinstimmen, bei welchen, wie z. B. bei den Selachiern, das hintere Ende primitivere Zustände aufweist, als das vordere (Rückert 1). Mag nun die zuletzt gegebene Erklärungsweise überflüssig sein oder nicht, so bietet sie jedenfalls Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Zustände bei *Distaplia*.

Die Litteratur über die Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien ist noch in einem sehr dürftigen Zustande, und ich kann hier von den Angaben von H. Milne Edwards und von A. Giard zunächst ganz absehen, da sie nur Weniges und Unsicheres über Furchung und Darmbildung enthalten. Ganin ist eigentlich der Erste, der einigermaßen präcise Angaben liefert. Seine ausführliche Arbeit (1) ist mir leider nicht zugänglich gewesen, wesshalb ich mich auf die kurzen Angaben seiner Mittheilung in 2 beschränken muss. Hier heißt es, dass »bald nachdem die Furchung im Ei von *Botryllus* beendet ist, sich im Inneren der zelligen Embryonalanlage eine weite Höhle bildet, die von vielen Schichten von Embryonalzellen begrenzt ist. Dann folgt eine Sonderung der peripherischen Hautschicht von der Embryonalanlage. An der einen, von Anfang an dickeren Seite der inneren Blase sondert sich ein langer, platter, zelliger Strang, die Medullarplatte« (pag. 515). Wenn wir hieraus auch nichts Näheres über die Furchung erfahren, so ist wenigstens die Angabe über die Entstehung des Darmes innerhalb der Embryonalzellen wichtig; hierin würde sich *Botryllus* an *Distaplia* anschließen.

Im Jahre 1881 erschien dann die bekannte und werthvolle Monographie über die zusammengesetzten Ascidien des Golfes von Neapel von Della Valle. Dieser Forscher studirte aber hauptsächlich Anatomie und Knospung seiner Species und berührte die Embryologie nur sehr vorübergehend; über die uns interessirenden Vorgänge enthält seine Schrift keine Angaben.

Drei Jahre später publicirten Maurice & Schulgin die Embryologie von *Amaroecium proliferum* in einer Arbeit, welche wir etwas näher besprechen müssen. Hierbei schicke ich voraus, dass die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der zusammengesetzten Ascidien mit zu den schwierigsten technischen Aufgaben gehört (vgl. die Einleitung zum 1. Theile meiner Arbeit), und dass daher viele gleich zu erwähnenden Angaben der beiden Forscher auf die Unzulänglichkeit ihrer Methoden zurückzuführen sind. Nach ihnen nimmt das Keimbläschen (noyau primitif de l'oeuf) keinen Antheil an der Segmentation (vgl. oben pag. 160). Die Kerne der Furchungskugeln sowie die letzteren selbst entstehen durch freie Zell- und Kernbildung; die Furchung ist nicht total, sondern nähert sich in ihrem Habitus mehr einer superficiellen. Die 1. Furche ist meridional, die 2. aber bereits äquatorial. »Les sillons qui divisent ainsi l'oeuf dans toute son étendue ne sont que superficiels, sur des coupes c'est à peine s'ils sont indiqués, et l'on ne voit nettement que quatres gros noyaux qui seraient ceux des quatres premières cellules de l'oeuf si elles existaient. Après ces deux premiers sillons nous n'en avons plus vu se produire d'autre divisant l'oeuf dans toute son étendue, c'est-à-dire suivant un plan passant par son centre« (pag. 19). Die weitere Furchung geht nur in der einen Hälfte des Eies, welche die Verfasser die »obere« nennen, vor sich. Die andere Hälfte bleibt lange Zeit ungetheilt; erst nachdem das Ektoderm mit dem Nervensystem und das Mesoderm in ihrer Bildung weit vorgeschritten sind, erscheint das definitive Entoderm (pag. 20). Die Entstehung desselben ist nicht in klarer Weise geschildert. So viel ich dem Texte entnehmen kann, scheint es, dass die endogene Kern- und Zellbildung in der ungetheilten Hälfte des Eies immer weiter schreitet, bis sich um den Dotter eine periphere Lage von Zellen bildet. Diese Differenzirung des Entoderms geht hauptsächlich an der vorderen Seite des Embryos vor sich, wo der unsegmentirte Dotter auch am raschesten verbraucht wird. »C'est ainsi que se trouve constituée une cavité qui va servir . . . . à la formation de la cavité branchiale et des cavités péribranchiales« (pag. 36). Bei der Bildung dieser Höhle betheiligt sich nur der bereits gefurchte Dotter, während der ungefurchte im hinteren Abschnitte des Embryos zurückbleibt; aus ihm entstehen später Magen und Darm.

Wenn Maurice & Schulgin auch an einer anderen Art arbeiteten als ich, so glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass *Amaroecium* in seiner Entwicklung nicht in so hohem Grade von *Distaplia* ab-

weicht, wie aus der Arbeit der beiden Verfasser hervorzugehen scheint. Man weiß ja, wie schwer es ist, bei dotterhaltigen Objecten die Grenzen zwischen den Furchungskugeln auch auf Schnitten zu sehen. Ich kann dies wenigstens für *Distaplia* auf Grund meiner Erfahrungen mittheilen. Es kommt hier hauptsächlich darauf an, dass die Dotterkörper beim Schneiden in situ bleiben, sich nicht verlagern und verrücken, da sie sonst durch den Druck des Messers die zarten Membranen der Zellen zerreißen und das ganze Bild verzerren. An solchen Präparaten ist natürlich von Zellgrenzen nichts zu sehen; sie treten dann höchstens an der Peripherie des Keimes hervor, namentlich da, wo sie sich in die Tiefe der Dottermasse einsenken. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass Maurice & Schulgin ihre Anschauungen hauptsächlich auf Grund solcher, zum Theil defekter Schnittpräparate gewonnen haben; sonst würden sie nicht von einer »freien« Entstehung der Furchungskugeln und ihrer Kerne, von einer superficialen Furchung und einem ungetheilten Dotter sprechen.

Wir werden noch mehrfach auf diese Arbeit zurückkommen müssen und dann sehen, dass sie auch in Hinsicht vieler anderer Punkte mit unseren Resultaten nicht übereinstimmt. Jedenfalls aber steht so viel fest, dass das Ei von *Amaroecium* eben so dotterhaltig ist, wie das von *Distaplia*, dass ferner der Urdarm durch Delamination im Inneren des Entoderms gebildet wird und die Gastrula eher als epibolisch zu bezeichnen ist.

In meiner vor drei Jahren erschienenen vorläufigen Mittheilung (2) über die Entwicklung von *Distaplia* habe ich die Gastrulation im Großen und Ganzen richtig geschildert, nur hielt ich damals, wie bereits erwähnt, die Zellen der Entodermplatte (Taf. 18 Fig. 11) für Ektodermzellen (richtiger Blastodermzellen). In Folge dessen erschienen mir die hier als Pseudembolie dargestellten Vorgänge als eine Invagination, die zur Bildung eines »primären Entoderms« führt, das aber nicht für den Urdarm verwendet wird, sondern sich in Mesenchymelemente auflöst. »Nicht wie bei anderen Ascidien,« sagte ich, »geht hier aus der Invagination des Ektoderms (Blastoderm) der Urdarm hervor, sondern lediglich das Mesoderm, während die typischen Entodermalorgane, die Darmhöhle und die Chorda dorsalis, erst secundär aus den großen centralen Zellen sich bilden, wesshalb wir die letzteren folgerecht unter dem Namen »secundäres Entoderm« zusammenfassen wollen« (2 pag. 578). Nach den jetzt mitgetheilten Resultaten einer erneuerten Untersuchung kann die Unterscheidung

zwischen »primärem« und »secundärem« Entoderm nicht mehr aufrecht erhalten werden. Ebenfalls ist der früher als Invagination oder Embolie gedeutete Vorgang in Wahrheit eine Pseudembolie.

Versuchen wir die bisher gewonnenen Ergebnisse zusammenzustellen, so ergiebt sich ungefähr Folgendes. Die Furchung ist bei den solitären Ascidien nahezu äqual und führt zu einer einschichtigen Blastula, deren eine Hälfte sich zuerst abplattet, dann einstülpt. Dadurch entsteht eine Gastrula, welche unter allen Ascidien (wahrscheinlich auch unter allen Tunicaten) dem ursprünglichen Typus, d. h. einer Archigastrula sich am meisten nähert. — Bei den socialen Ascidien tritt in so fern eine Modifikation ein, als eine Blastula nicht mehr vorkommt. Mit dem Schwunde der letzteren ist auch die Furchungshöhle zu einem Spalt zwischen den Embryonalzellen reducirt oder fehlt überhaupt ganz. Das Resultat der Furchung ist eine zweischichtige Plakula, wobei die Elemente der beiden Keimblätter sich schon früher, auf dem Stadium von 8 Zellen differenziren. Die Gastrula entsteht hier nicht durch Invagination der Blastodermzellen, sondern durch Faltung, indem die Ränder der Plakula sich erheben und gegen einander wachsen — ein Vorgang, der in diesem Falle auf ungleiches Wachsthum (Vermehrung) der Zellen der beiden Keimblätter zurückzuführen ist und zum Unterschiede von der wahren Invagination (Embolie) als Pseudembolie bezeichnet werden mag. — Die Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien lässt sich zwanglos von derjenigen der socialen Formen ableiten. Jedoch schlägt hier die Plakula später in so fern eine andere Bahn ein, als die bei *Clavellina* zum Urdarm werdende Gastrulahöhle von in dorso-ventraler Richtung sich theilenden Entodermzellen ausgefüllt wird. Demgemäß entsteht die Urdarmhöhle weder durch Embolie, noch durch Pseudembolie, sondern durch Delamination im Inneren des entodermalen Zellencomplexes (*Distaplia*, *Amaroecium*). — Die Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm vollzieht sich bei *Distaplia* nicht in der ganzen Länge des Embryos in gleichmäßiger Weise: vorn ist sie rein epibolisch, hinten hingegen findet sie unter Betheiligung der dorsalen Entodermzellen (Entodermplatte) statt, welche zugleich mit den betreffen-

den Ektodermzellen um einen Raum (Pseudogastralgrube) herumwachsen, der später von den Entodermzellen selbst ausgefüllt wird. Dieser in der pseudembolischen Region des Embryos vor sich gehende Process muss als eine rudimentäre Embolie aufgefasst werden, die trotz ihrer Rückbildung die Verhältnisse der socialen Ascidien in typischer Weise wiederholt.

Aus der hier gegebenen Übersicht geht hervor, dass die Entwicklungsweise der Ascidien parallel mit den phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Ordnungen zu einander geht[1]. Wie die solitären Ascidien auch im natürlichen Systeme die einfacheren Formen sind, so steht auch ihre Entwicklung dem ursprünglichen Typus am nächsten; die zusammengesetzten hingegen weichen in beiden Richtungen am meisten ab. Zwischen den beiden Extremen stehen die socialen, die jedenfalls auch systematisch die Übergangsformen von den solitären zu den zusammengesetzten bilden.

Es ist hier ein recht prägnantes Beispiel dafür gegeben, dass bei der »phyletischen Veränderung einer Thierform (Individuenkreis)«, wie Hatschek sagt, »niemals allein das Endstadium verändert wird, sondern immer die ganze Reihe von der Eizelle bis zum Endstadium« (2 pag. 26).

b. Bemerkungen über die Ausbildung des bilateralen Bauplanes bei den Ascidien.

Die eben angeführten Worte Hatschek's sind der Ausdruck einer bedeutungsvollen Theorie. Bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Entwicklung von *Teredo* kam er zu der Überzeugung, dass die Gastrula-Achse nicht nur durch die Lage des Richtungskörpers und des Eikernes, sondern auch durch die Verschiedenheit des Protoplasmas am vegetativen und animalen Pole in der Eizelle vorgebildet wäre. »Aber auch die bilaterale Symmetrie,« fährt er fort, »kommt äußerst frühe zur Erscheinung. Wir können dieselbe schon am zweizelligen Stadium nachweisen und es liegt die Ver-

[1] Claus fasst in seinem Lehrbuch der Zoologie (Marburg 1883) die solitären und socialen Formen der Ascidien zu einer Ordnung zusammen und stellt ihnen die Ascidiae compositae entgegen. Ich glaube, man trennt besser die socialen Ascidien von den solitären ab und macht eine besondere Ordnung aus ihnen. Durch die Anwesenheit verzweigter Stolonen, sowie durch manche andere Merkmale charakterisirt, würden sie eben so gut eine besondere Ordnung bilden können, wie die einfachen und zusammengesetzten Ascidien.

muthung nahe, dass die bilaterale Grundform durch eine bilaterale Anordnung der Theilchen schon in der Eizelle vorbereitet war. . . . Es ist klar, dass die mechanische Ursache der bilateralen Symmetrie stets schon in der Beschaffenheit der Eizelle begründet sein muss, und es wird wahrscheinlich erscheinen, dass diese mechanische Ursache der Bilaterie in einer bilateralen Vertheilung verschiedenartiger Theilchen in der Eizelle, also einem bilateralen Bau derselben, bei allen bilateralen Thieren ihren Ausdruck finde. Der bilaterale Bau wird aber erst dann unserer Beobachtung offenbar, wenn er in der äußeren Form zur Ausprägung kommt« (2 pag. 25).

Wenn diese Theorie HATSCHEK's auch außerordentlich fördernd auf die vergleichende Embryologie gewirkt hat und noch wirkt, so kann ich mich derselben, wenigstens in ihrem ganzen Umfange nicht anschließen. Vielmehr stimme ich mit METSCHNIKOFF (3) überein, der in einer lehrreichen Schrift seine Gründe gegen HATSCHEK's Hypothese geltend gemacht hat. Mit ihm fasse ich das frühe Auftreten der bilateralen Symmetrie als eine cenogenetische Erscheinung auf und glaube, man darf geradezu sagen: je früher vor der Gastrulation der bilaterale Typus auftritt, um so modificirter und abgekürzter ist die ganze Entwicklung. Schließen wir uns dieser Betrachtungsweise an, so ist es selbstverständlich, dass wir aus Formen, welche jenseits der Gastrula liegen und bereits bilaterale Symmetrie zeigen, keine Urformen der Bilaterien zu construiren haben; denn wir würden in diesem Falle keine ursprünglichen, primären, sondern secundäre, cenogenetische Stadien vor uns haben[1].

[1] Wenn ich die Theorie HATSCHEK's richtig erfasse, so scheint sie mir eigentlich zur Auflösung der Gastraeatheorie zu führen, selbst aber einer Urform für die ganze Metazoengruppe zu entbehren. Man wird mir zugeben müssen, dass eine monaxone »Gastraea« sich von einer bilateralen doch mindestens eben so scharf unterscheidet wie ein monaxones Thier von einem bilateralen. Dasselbe muss in gleicher Weise von der Blastaea, für die Furchungsstadien, ja für das Ei selbst gelten. Ein gemeinsamer Ausgangspunkt für die radiär und bilateral gestalteten Thiere ist also nicht vorhanden, es müsste denn sein, dass man denselben noch jenseits der befruchtungsfähigen Eier zu suchen hätte.

In meinen Anschauungen schließe ich mich auf das engste der HAECKEL-schen Gastraeatheorie an und nehme mit letzterer an, dass die Stammform aller Metazoen eine monaxone Gastraea war, aus welcher dann die Urformen der radiären (»*Protascus*«) und bilateralen (»*Prothelmis*«) Thiere durch Verschiedenheiten in der Lebensweise (festsitzende und kriechende) hervorgegangen sind. In der ontogenetischen Entwicklung der Bilaterien müssten sich, wenn sie die phylogenetische Reihenfolge treu wiedergäbe, demnach zwei auf einander folgende Gastrulastadien finden. Zuerst eine monaxone Gastrula, dann aber eine bilateral differenzirte. Ich kann mir den Vorgang, durch welchen

Während ich also das Auftreten der Bilaterie auf früheren Stadien als dem der monaxonen Gastrula für cenogenetisch halte, stimme ich mit Hatschek überein, wenn er eine polare Differenzirung des Eies (vegetativer und animaler Pol) auch im phylogenetischen Sinne bei allen Metazoen annimmt. Diese Polarität hat sich auch in der Ontogenese vieler Metazoen erhalten, und die Angaben mehren sich täglich, welche dies bestätigen. Die Versuche aber, eine Bilateralität des Eies bei den Bilaterien zu finden, sind bis jetzt noch nicht gelungen, selbst da nicht, wo Furchung und Gastrulation den entschiedenen Charakter der Cenogenese an sich tragen. So konnte Hatschek selbst bei *Teredo* nur vom zweizelligen Stadium an die bilaterale Symmetrie erkennen. O. Schultze (1) versuchte es allerdings, beim Frosche noch vor der Befruchtung eine Medianebene des Eies zu construiren, und meinte, dass von dem Augenblick der normalen Lage des Eies an neben dem Rechts und Links auch das Vorn und Hinten erkennbar seien. Aber diese Angaben fanden bis jetzt noch keine Bestätigung, vielmehr nimmt Roux (1 und 2) an, dass im Froschei unter normalen Verhältnissen nur eine Hauptrichtung der künftigen Medianebene des Embryos bestimmt ist, und diese ist dann »durch die bipolare Anordnung des Dottermaterials« bestimmt. »Von den unendlich vielen, verschieden gerichteten Meridianebenen, welche durch diese Eiachse gelegt werden können, wird diejenige zur Medianebene des Embryos, in deren Richtung die Copulation der beiden Vorkerne erfolgt. Die Copulationsrichtung ist aber keine feste, gegebene, sondern kann durch „localisirte Befruchtung“ in jeden beliebigen Meridian verlegt werden« (2 pag. 207). Hieraus geht jedenfalls hervor, dass die Medianebene des Embryos im unbefruchteten Ei nicht präformirt sein kann.

Es ist nun von großem Interesse zu erfahren, wie sich hierin die einzelnen Ordnungen der Ascidien verhalten und was sich etwa aus einem Vergleich der Entwicklung der Ascidien und von *Amphioxus* ergeben könnte.

---

die hypothetische Form der monaxonen Gastraea in die der »*Prothelmis*« übergeführt wird, nicht einfacher und natürlicher denken, als durch das Auftreten eines sich symmetrisch anlegenden Mesoderms, mag nun dasselbe in Gestalt zweier Polzellen oder in Form eines ganzen Gewebes entstehen. Ein früh auftretendes Mesoderm würde mit Hatschek jedenfalls als eine »Heterochronie« zu deuten sein. Darin muss ich dem letzteren Forscher vollkommen beistimmen, wenn er sich gegen Rabl wendet, der gestützt auf das frühe Erscheinen des Mesoderms (bereits in der Blastula) die Urform für Coelenteraten und Bilaterien in einer Blastaea suchte.

Was den letzteren Punkt betrifft, so ist er bereits von METSCHNIKOFF beantwortet worden. An seinem Objecte (*Ascidia mentula*) fand er denn auch, dass das letzte Stadium, an welchem der »radiäre Bauplan« überhaupt noch wahrgenommen werden kann, eine »Blastula mit verdickter vegetativer Hälfte« ist. Die bilaterale Symmetrie erscheint noch während der Blastula »auf einem vorgastralen Stadium« 3 pag. 303). »Von allen geschilderten Gastrulae[1] entspricht diejenige der Ascidien am meisten den Forderungen der Theorie HATSCHEK's, weil wir hier die früheste Ausbildung der Bilateralsymmetrie und den größten und dabei ebenfalls doppelt symmetrischen Blastopor antreffen. Nur wird wohl kaum Jemand in diesen Erscheinungen nunmehr ein Zeichen ursprünglicher palingenetischer Phänomene wahrnehmen. Der Vergleich der Ascidiengastrula mit der von HATSCHEK selbst geschilderten Gastrulation des *Amphioxus* wird genügen, um zu zeigen, dass die oben erwähnten Eigenschaften der ersteren als Folgen einer verkürzten Embryonalentwicklung anzusehen sind« (pag. 305).

Wenn auch HATSCHEK das Auftreten der bilateralen Symmetrie bei *Amphioxus* auf einem viel früheren Stadium erkennen konnte,

[1] Um darzulegen, in welchem Lichte sich die Entwicklung der Ascidien METSCHNIKOFF zeigte, will ich hier seinen Gedankengang anführen. Er studirt die Gastrulation bei sehr verschiedenen Formen der Wirbellosen und sucht zunächst solche aus, deren Gastrulae am wenigsten von dem Typus »Archigastrula« abweichen. Zu diesem Zwecke wählt er Formen wie *Echinus*, *Polygordius*, *Lineus*, *Phoronis* etc. Während der Übergang zur bilateralen Symmetrie bei den 3 ersteren hauptsächlich durch eine Verschiebung des Darmsackes eingeleitet wird, also erst nach vollendeter Invagination erfolgt, verhält sich hierin *Phoronis* etwas anders. »Die Gastrulation der *Phoronis* lehrt uns, dass wir hier ein Beispiel einer früheren Differenzirung des bilateralsymmetrischen Bauplanes vor uns haben, als dies bei *Echinus*, *Polygordius* oder *Lineus* der Fall ist. Bei *Phoronis* sehen wir zum ersten Male diesen Bauplan noch auf dem frühesten Stadium der Entodermeinstülpung auftreten, so dass wir hier kein Recht mehr haben von einer radiären Gastrula zu sprechen« (pag. 302). Diesen Unterschied der *Phoronis*-Gastrula von der der übrigen hier genannten Thiere bringt METSCHNIKOFF in Zusammenhang mit der verkürzten Entwicklung dieser Form, »was jedenfalls auch mit dem späteren Beginn der freien Metamorphose in vollkommenem Einklang steht. Um die daraus hervorgehenden Folgerungen zu controlliren, musste es vor Allem nothwendig sein, eine sogenannte Archigastrula bei einem Thier mit notorisch verkürzter Entwicklung zu untersuchen. Diesen Forderungen schienen mir die Ascidien am besten zu entsprechen, weil es bei ihnen gar nicht zur Bildung einer bewimperten Larvenform kommt. Die Larve schlüpft bereits in einem hohen Ausbildungsgrade aus dem Ei, so dass aller Grund vorhanden ist, gerade hier eine abgekürzte Embryonalentwicklung anzunehmen« (pag. 303).

als Kowalewsky, so war es doch nicht v o r »dem Stadium der vollendeten Einstülpung«, also erst n a c h der Invagination des Blastoderms. Es tritt also bei den einfachen Ascidien (*Ascidia mentula*), deren Entwicklung im Vergleich zu *Amphioxus* ich mit Metschnikoff für abgekürzt halte (vgl. oben Anm. zu pag. 583), die bilaterale Symmetrie früher auf als bei dem mehr palingenetischen *Amphioxus*.

Wie sich aber in der Ontogenese die einfachen Ascidien zu *Amphioxus* verhalten, so auch die socialen Ascidien zu den solitären. Da wir gesehen haben, dass die socialen noch bedeutend mehr vom palingenetischen Typus abweichen, als die solitären, so müssen wir erwarten, dass die bilaterale Symmetrie bei ihnen noch viel früher eintritt, als bei den solitären; und das ist in der That der Fall. Aus den übereinstimmenden Angaben von Seeliger und van Beneden & Julin, sowie aus meinen eigenen Beobachtungen an *Clavellina* geht hervor, dass sie hier bereits auf dem Stadium von 4 Blastomeren wahrzunehmen ist. *Distaplia* wird sich hierin auch nicht anders verhalten, nur ist sie kein günstiges Object zur Untersuchung derartiger Verhältnisse. (Vgl. oben Capitel **1.**)

c. Über das Verhältnis der Gastrula-Achse zu den Körperachsen bei den Ascidien.

Wenn das frühe Auftreten der Bilateralität durch die obige Auseinandersetzung verständlich gemacht werden konnte, so ist hinsichtlich der Frage, zu der wir uns jetzt wenden, die Aufgabe eine viel schwierigere. Kurz formulirt würde sie ungefähr folgendermaßen lauten: Wie verhält sich die Lage des Blastoporus zu den Körperachsen bei den Ascidien und bei *Amphioxus*.

Zur Lösung dieser Aufgabe, namentlich wenn sie vergleichend behandelt werden soll, sind ausgedehnte Untersuchungen über die Hauptgruppen der Bilaterien nothwendig. Merkwürdig ist es immerhin, dass fast alle Embryologen, mit Ausnahme von Hatschek, diese fundamentale Frage nur sehr vorübergehend oder gar nicht berühren.

Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass bei allen Coelenteraten die Gastrulaachse mit der Längsachse des erwachsenen Thieres zusammenfällt. Bei den übrigen Metazoen (Bilaterien) scheint dies nicht der Fall zu sein, vielmehr stellt sich die Längsachse des späteren Thieres rechtwinklig zur Gastrulaachse, derart also, dass der Blastoporus entweder nach der späteren ventralen oder nach der

dorsalen Fläche sieht. Ersteres findet nach HATSCHEK (3) bei den Anneliden statt, letzteres bei *Amphioxus*, dem sich die Ascidien anschließen. Über *Amphioxus* lauten die Worte HATSCHEK's folgendermaßen: »Auch kam ich zu dem Schlusse, dass der ursprüngliche weite Gastrulamund ganz der späteren Rückenregion angehört und dass eine Stelle seines Randes das Hinterende des Körpers bezeichnet« (1 pag. 28). Indem wir die Verhältnisse der Ascidien, des *Amphioxus* und der Anneliden zusammenfassen, können wir sagen, dass der Blastoporus stets nach der neuralen Seite des Thieres gekehrt ist, und hier kommt er auch allmählich zum Verschluss längs einer medianen Linie, welche man mit HATSCHEK (3) als »Gastrularaphe« bezeichnen kann.

Während nun der Blastoporus bei den Anneliden (HATSCHEK) sich von hinten nach vorn schließt, so dass sein letzter Rest in manchen Fällen noch direkt in den bleibenden Mund übergeht, schließt er sich bei den Ascidien und *Amphioxus* in umgekehrter Richtung, scheint also hier keine Beziehungen zur Mundöffnung gehabt zu haben und ist viel eher zu dem ursprünglichen After in Beziehung zu bringen (vgl. auch KUPFFER 3). Bei den Anneliden würde die Stelle, an welcher sich das Nervensystem entwickelt, größtentheils hinter dem Rest des Blastoporus (Mund), bei den Chordaten vor demselben zu suchen sein. In beiden Fällen aber entwickelt sich das Nervensystem an der Stelle der Gastrularaphe.

Aus der Arbeit HATSCHEK's über *Amphioxus* ist leider nicht zu ersehen, ob die Gastrularaphe, deren Existenz hier vorausgesetzt werden darf, in der That die Medianlinie des Rückens, also auch diejenige des Nervensystems einnimmt — kurz, ob die Ränder des Blastoporus auch hier in so nahen Beziehungen zur Bildung des Nervensystems stehen, wie es aus der Untersuchung der Ascidien auf das Unzweifelhafteste hervorgeht. Vielleicht könnte man vermuthen, dass ein ähnliches Verhältnis auch bei *Amphioxus* besteht, namentlich wenn man sich auf die Worte HATSCHEK's bezieht, dass »die Verwachsung der Ränder [des Blastoporus] in einer Linie erfolgt, welche den größeren Hintertheil der späteren Rückenlinie bildet« (1 pag. 31).

Diese Verhältnisse sind desswegen von hoher Bedeutung, weil gerade am Rücken des Embryos sich die wichtigsten und phylogenetisch ältesten Organe, wie das Nervensystem und die Chorda anlegen. Bei den Ascidien können wir mit Sicherheit von einer paarigen Entstehung dieser Organe sprechen; denn ihre Elemente (vgl. auch unten pag. 623 ff.) kommen zur Differenzirung, nochhe der Verschlusse

des Blastoporus erfolgt ist. In der mehr palingenetischen Entwicklung von *Amphioxus* wird eine so frühe Differenzirung wohl nicht zu erwarten sein, oder sie tritt vielleicht nicht in der prägnanten Weise auf wie bei den Ascidien. Der Annahme aber, dass den genannten Organen auch bei *Amphioxus* paarige Anlagen zu Grunde liegen, steht, so viel ich sehe, nichts im Wege. Man darf also sagen, dass die Rückenorgane der Ascidien und des *Amphioxus* aus zwei seitlich symmetrischen, anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus von einander entfernten Anlagen entstehen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher an einander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen.

Es ist eine andere Frage, ob wir auch bei den Wirbelthieren eine ähnliche Entstehungsweise der erwähnten Organe annehmen dürfen. Dies ist bereits, namentlich bei den Haifischen, öfters angeregt worden, scheint aber bisher nur wenig Anklang gefunden zu haben. Auch erfuhr His lebhaften Widerspruch, als er in seiner Arbeit über die Bildung der Haifischembryonen sagte: »Nach ihrer Entwicklungsgeschichte und mit Beziehung auf den Körper ist die Chorda dorsalis als dessen axiale Längsnaht zu bezeichnen; mit Beziehung auf den Gesammtkeim repräsentirt sie einen Theil der verwachsenen Lippen des Blastoporus.« Ich will hier nicht weiter untersuchen, ob His auf Grund seiner damaligen Erfahrungen dazu berechtigt war oder nicht, diesen Ausspruch zu thun, muss aber darauf hinweisen, dass diese seine Anschauung mit den Verhältnissen der Ascidien und des *Amphioxus* durchaus in Einklang gebracht werden kann.

Es bleibt natürlich der künftigen Forschung vorbehalten, auf diese Punkte bei den Wirbelthieren zu achten, und dazu werden sich wohl die sich total furchenden Eier der niederen Wirbelthiere am besten eignen.

Roux hat vor Kurzem eine Mittheilung von hohem Werthe gemacht (3). Um »über die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei« Aufschlüsse zu erhalten, stellte er mit Hilfe der Pflüger'schen Zwangslage verschiedene Versuche an und kam hierbei zu folgenden Resultaten[1]: »Wir haben uns vielmehr vorzu-

[1] Es darf nicht verschwiegen werden, dass Roux' Angabe bereits [eine Entgegnung von O. Schultze (2) erfahren hat. Nach ihm sind die mit Hilfe der Pflüger'schen Zwangslage angestellten Versuche Roux' verbunden mit der Einstichmethode nur dazu geeignet, Missbildungen hervorzurufen. An Eiern von *Siredon pisciformis* und *Rana fusca* fand Schultze in einigen Fällen »natürliche

stellen, dass das Material zur Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Äquatorrande aus auf die Unterseite des Eies geschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianlinie mit einander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalocaudaler Richtung statt. Auf diese Weise erklärt sich zugleich die in der gleichen Richtung erfolgende Wanderung des Urmundes um etwa 170° über die Unterfläche des Eies. Die Gastrulation des Froscheies vollzieht sich also wesentlich durch Überwachsung der weißen, unteren Hälfte des Eies von den beiden Seitenhälften des Äquators aus, also durch »bilaterale Epibolie«. Eine Einstülpung kommt dabei bloß in so weit vor, als das Nahrungsdottermaterial der unteren Hälfte zugleich nach oben gegen das Dach der Furchungshöhle hin wandert oder verdrängt wird bis zur vollkommenen Berührung desselben, also bis zum Schwunde der Furchungshöhle« (pag. 701).

Abgesehen davon, dass Roux' Angabe es möglich macht, die Gastrulation bei den Amphibien auf diejenige bei den Ascidien und *Amphioxus* zurückzuführen, hilft sie noch über einen anderen schwierigen Punkt hinweg.

Die 4 ersten Entodermzellen der socialen und zusammengesetzten Ascidien und von *Amphioxus*[1] müssen wir in Bezug auf die

---

Localisationmarken«, welche einen künstlichen Angriff zu umgehen gestatteten und dennoch, nach seiner Meinung, sichere Zeichen boten. Aus der Untersuchung solcher Eier geht nun hervor, dass »der Urmund sich nicht im Sinne von Roux zur Hauptmasse des Eies verschiebt« (pag. 24). Die Medullarplatte kommt also am animalen, von Anfang an durch reichliche Zellvermehrung ausgezeichneten Pole des Eies zur Anlage. Ich muss mich selbstverständlich enthalten, hier ein positives Urtheil zu Gunsten dieser oder jener Arbeit zu fällen. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, dass ich lediglich vom vergleichend-embryologischen Gesichtspunkte ausgehe, und wenn ich mich daher mehr zur Ansicht Roux' hinneige, so soll damit nicht gesagt sein, dass ich seiner Arbeit und seinen Methoden den Vorzug gebe.

[1] Die Furchung von *Amphioxus* ist nach Hatschek keine streng äquale, sondern eher eine inäquale (»adäquale«). In ihrem Habitus nähert sie sich dem Furchungsprocesse der holoblastischen Eier der niederen Wirbelthiere und, wie ich hinzufügen kann, auch der Furchung der socialen und zusammengesetzten Ascidien und zeigt wie bei den genannten Thieren von Anfang an nur eine Hauptachse, welche vom animalen zum vegetativen Pole zieht. Die 1. meridionale Furche beginnt am animalen Pole, schreitet allmählich dem vegetativen Pole zu und zerlegt schließlich das Ei »in zwei, so weit die Beobachtung möglich ist, vollkommen gleiche Theile« (**1** pag. 23). Die 2., ebenfalls meridionale Furche führt zur Bildung von 4 ebenfalls gleich großen Segmenten. Erst die 3., äqua-

Richtungsebenen der späteren Larve als dorsale Zellen bezeichnen, die Ektodermzellen hingegen als ventrale. Da aber die äquatoriale (dritte) Furche immer näher dem animalen Pole auftritt, so entsprechen die 4 ersten Ektodermzellen in allen Fällen dem animalen Pole des Eies. Wir können also sagen, dass dieser bei den Ascidien der späteren Bauchfläche der Larve entspricht. Wenn wir nun weiterhin mit den früheren Embryologen annähmen, dass die Rückenorgane des Froschembryos auf der pigmentirten, also ursprünglich animalen Hälfte des Eies zur Entwicklung kommen, so würde sich bei den Amphibien das Verhältnis umkehren: die 4 ersten Ektodermzellen würden dann nicht wie bei den Ascidien und bei *Amphioxus* der Bauchfläche, sondern der Rückenfläche der Larve entsprechen. Dieser Widerspruch würde sich durch die Annahme Roux' beseitigen lassen: es würde dann auch bei den Amphibien der animale Eipol der späteren ventralen Fläche des Embryos entsprechen.

Wollte man vom Gesichtspunkte Roux' aus die Gastrulation der Amphibien auf die der Ascidien zurückführen, so würde man zu einer Auffassung gelangen, welche zum Theil der von Schwink geäußerten entsprechen würde. Man müsste annehmen, dass die entodermalen Zellen der Blastula der solitären Ascidien oder von *Amphioxus* sich nicht in einfacher Reihe einstülpen, sondern erst nach vorausgegangener intensiver Vermehrung. Die nun erfolgende Überwachsung der Dotterzellen (»bilaterale Epibolie« Roux') durch die Ektodermzellen würde dann zur Bildung einer auf der dorsalen Fläche des Embryos entstehenden Gastrularaphe und somit auch zur Entstehung der Medullarplatte führen. Der Darm hingegen müsste durch Delamination innerhalb des Entoderms, wie bei *Distaplia*, entstehen[1].

---

toriale Furche tritt näher beim animalen Pole auf und die entstehenden 8 Zellen sind ihrer Größe nach verschieden. Die nächste Theilung in 16 Zellen, sowie auch die nachfolgende in 32 tritt noch bei allen Zellen zu gleicher Zeit auf; jede von ihnen theilt sich in zwei Hälften, woraus dann 16 animale (kleinere) und 16 vegetative (größere) Zellen hervorgehen. Während der weiteren Furchung, bis zur Ausbildung der Blastula, theilen sich dann die animalen Zellen rascher als die vegetativen.

[1] Die meisten Forscher sind indessen der Ansicht, dass der Amphibiendarm wesentlich durch eine Einstülpung, an welcher sich die pigmentirten Zellen des animalen Poles ebenfalls betheiligen, gebildet wird. Ich glaube aber, die Acten über diesen Gegenstand sind noch nicht abgeschlossen, wenigstens liegen einige neuere Arbeiten vor, welche das Gegentheil nachzuweisen bestrebt sind. Ich verweise auf die Mittheilung Schwink's und auf den bereits citirten Passus Roux', aus welchem letzteren jedenfalls hervorgeht, dass die Ein-

Aus dem Gesagten folgt, dass von gewissen Gesichtspunkten aus die Furchung und Gastrulation der Amphibien sich direct mit den nämlichen Vorgängen bei Ascidien und *Amphioxus* vergleichen lässt. Freilich bedürfen diese Gesichtspunkte noch vielfach thatsächlicher Stützen, aber der Weg zum richtigen Verständnis der Gastrulation der Amphibien, vielleicht auch der bei den übrigen holoblastischen Wirbelthieren, ist, wie mir scheint, durch die hier erwähnten Untersuchungen angebahnt[1].

d. Einige Bemerkungen zum Rabl'schen Stammbaum der Vertebraten.

Auf Grund der Furchungserscheinungen und der größeren oder geringeren Quantität des Nahrungsdotters stellt Rabl (1 pag. 157) einen Stammbaum der Vertebraten auf. Nach ihm muss man primär und secundär dotterarme und dotterreiche Eier unterscheiden. »Wenn wir die Eier des *Amphioxus* und der Cyclostomen als primär dotterarme mit totaler Furchung bezeichnen dürfen, so müssen wir die Eier der Ganoiden und der Amphibien als secundär dotterarme und diejenigen der placentalen Säugethiere als tertiär dotterarme bezeichnen. Wenn wir ferner die Eier der Selachier — da sie in der Reihe die ersten sind, die eine partielle Furchung zeigen — primär dotterreiche nennen dürfen, so müssen wir diejenigen der Knochenfische, Sauropsiden und Monotremen secundär dotterreiche und die Furchung eine sekundär partielle nennen; aber auch hier haben wir wieder die Eier der Knochenfische wohl von denen der Sauropsiden und Monotremen zu scheiden« (pag. 158).

In vielen Punkten kann ich mich den Ausführungen Rabl's anschließen, jedoch bin ich über die wechselseitige Stellung der Selachier, Ganoiden und Amphibien anderer Meinung. Eine Nothwendigkeit, die Eier der beiden letztgenannten Gruppen von den meroblastischen Eiern der Selachier herzuleiten und sie als secundär dotterarme zu bezeichnen, scheint mir nicht vorzuliegen: das

---

stülpung, die bei den Amphibien allein in Betracht kommt, mit der Bildung des Darmes nichts zu thun hat. Beim Axolotl entsteht der Urdarm nach Houssay & Bataillon auch nicht durch Invagination, sondern durch Auseinanderweichen der vegetativen Zellen.

[1] Für die meroblastischen Selachier ist über die Entstehung des Darmes trotz der vielen Arbeiten der letzten Jahre noch keine Übereinstimmung erzielt worden. Während Kastschenko und Rabl (1) seine Entstehung durch Invagination annehmen, lässt ihn Rückert (vgl. 1 und 2) in letzter Instanz aus den Merocyten hervorgehen. Daher spricht Rückert nur von einer Pseudoinvagination (Pseudembolie).

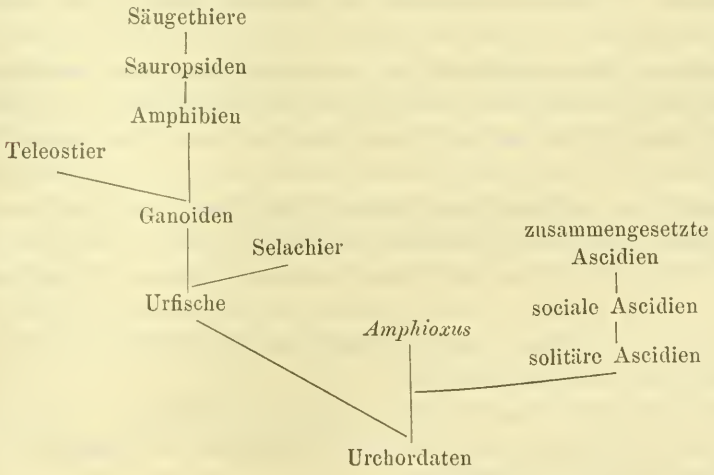
Verhältnis der Selachier zu den Ganoiden findet, meiner Ansicht nach, keinen richtigen Ausdruck, wenn man die letzteren von selachierähnlichen Formen ableitet. Die Selachier sind gewiss in vieler Beziehung ältere Thiere als die Ganoiden; man muss aber dabei nicht vergessen, dass diese wiederum in manchen Punkten auch ältere Zustände aufweisen als jene. Ich gehe hier auf diese, bereits von anderer Seite mehrfach discutirte Frage nicht weiter ein, glaube aber, es ist das einzig Richtige, die Ganoiden und Selachier von einer gemeinsamen Stammform herzuleiten, deren Eier sich total und inäqual furchten. Die Beziehungen der Ganoiden zu den Amphibien und Teleostiern würden dann dieselben bleiben wie in dem Schema Rabl's; hingegen würden die Selachier eine Seitenrichtung einschlagen. Sie würden sich dann zu den hypothetischen Urformen der Fische eben so verhalten wie die Teleostier zu den Ganoiden. Die allgemeine Auffassung der Selachier als primitive Formen erfährt dabei keine Beeinträchtigung, indem wir sie direkt von den Urformen ableiten und die zu ihnen führende Linie beliebig kurz fassen können.

Aus dieser verhältnismäßig geringen Veränderung des Rabl-schen Schemas erwachsen doch bedeutende Consequenzen, welche uns zu einer wesentlich anderen Auffassung der holoblastischen Eier der Ganoiden und Amphibien führen. Wir können dann hier nicht von secundär, sondern nur von primär dotterarmen Eiern sprechen. Eben so ist dann das Ei der Teleostier, der Sauropsiden und Monotremen ein primär dotterreiches Ei.

Die wichtigste Bedeutung unserer Abänderung liegt aber darin, dass wir nun die holoblastischen Eier der niederen Wirbelthiere in ununterbrochenem Zusammenhange mit den ihnen so nahe verwandten Eiern der Ascidien und des *Amphioxus* betrachten dürfen. Wir können dann diese Reihe in directer Linie von den Urformen der Vertebraten ableiten und brauchen nicht die Continuität der Kette durch die Einschaltung eines so hochgradig meroblastischen Eies wie das der Selachier zu unterbrechen. Die große Ähnlichkeit in der Furchung und Gastrulation, welche zwischen den Ascidien, dem *Amphioxus* und den Ganoiden und Amphibien besteht, wäre bei der Annahme, dass die Eier der beiden letzteren secundär dotterarm geworden sind, unverständlich. Man könnte höchstens glauben, dass das Ei der Ganoiden und Amphibien nach Verlust des Dotters wieder zu ursprünglichen Verhältnissen zurückgekehrt sei. Diese Anschauung wäre aber sehr gekünstelt und würde auch unseren anderweitigen Erfahrungen nicht entsprechen. Wenn ein

meroblastisches Ei zu einem holoblastischen wird, so erhalten sich an dem letzteren stets Spuren einer solchen Veränderung, welche in der Hauptsache gerade darin bestehen, dass die ursprünglichen Verhältnisse seitens des holoblastisch gewordenen Eies eben nicht mehr erreicht werden. Bei den placentalen Säugethieren finden wir ja ein prägnantes Beispiel dafür. Hier ist das Ei zweifellos holoblastisch geworden, aber seine Entwicklung kann doch unmöglich als ursprünglich aufgefasst werden.

In dem nachstehenden Schema erlaube ich mir, die gegenseitigen Beziehungen von *Amphioxus*, der Ascidien und der niederen Vertebraten zusammenzufassen, wie sie sich im Laufe dieser Arbeit von selbst ergeben. Wenn wir zunächst von der übrigen Beschaffenheit der hier angeführten hypothetischen Formen absehen und uns lediglich an die Furchung und Gastrulation halten, so setze ich voraus, dass die Urchordaten im Besitze eines Eies mit primordialer Furchung und einer Archigastrula waren. Der Typus der Urfische hingegen hatte ein sich total aber inäqual furchendes Ei und eine Amphigastrula. Die Cyclostomen lasse ich bei Seite [1].



[1] Wie ich aus einer kürzlich erschienenen Mittheilung Beard's ersehe, ist auch er der Meinung, dass für die Ableitung der holoblastischen Eier der niederen Wirbelthiere von Formen mit meroblastischen Eiern keine Gründe bestehen. (The inter-relationships of the Ichthyopsida. in: Anat. Anzeiger 5. Jahrg. pag. 146—159, 179—188.)

II. Entwicklung des Mesoderms.

1. Bei *Distaplia.*

Durch die frühzeitige und eigenartige Vermehrung der Zellen des primären Entoderms wird bei *Distaplia* ein Zellencomplex geschaffen, welcher der gemeinsame Mutterboden für die Anlagen des gastralen (secundären) Entoderms, der Chorda und des Mesoderms ist. Der Zeitpunkt, an welchem diese 3 Bildungen zu scharfer Ausprägung und Localisation gelangen, wird durch das Erscheinen der Darmhöhle (vgl. oben pag. 562 ff.) resp. des gastralen Entoderms bestimmt. Alle in die Bildung des letzteren nicht eingegangene Zellen des Entoderms differenziren sich theils zur Chorda dorsalis, theils früher oder später zu Elementen des Mesoderms.

Fassen wir zuerst die Entstehung des letzteren ins Auge.

Da alle Zellen des Embryos bis auf die spätesten Stadien gleichmäßig mit stark lichtbrechenden Dotterkörpern gefüllt sind, so zeigen sich die Merkmale, durch welche die Mesodermzellen sich charakterisiren, erst verhältnismäßig spät. Es ist daher außerordentlich schwierig, den Zeitpunkt ihres allerersten Auftretens zu bestimmen. Wenn man indessen die Erfahrungen an älteren Embryonen auf jüngere Stadien überträgt, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass diejenigen Entodermelemente, aus welchen sich später die ersten Mesodermzellen entwickeln, lediglich in der pseudembolischen Hälfte des Embryos vorhanden sind. Hier entsteht das Mesoderm, wie wir gleich sehen werden, aus paarigen, bilateralen Anlagen: im vorderen epibolischen Theile kommt es hingegen erst viel später und auch nicht mehr in bilateraler Weise zur Differenzirung. Diese zwei Arten der Mesodermbildung müssen anfangs scharf aus einander gehalten werden, was später, wenn sie zum Theil mit einander verschmelzen und ein zusammenhängendes Mesenchym bilden, nicht mehr möglich ist.

Ich bezeichne das Mesoderm des pseudembolischen Theiles als axiales oder gastrales, das des epibolischen als prägastrales oder secundäres Mesoderm.

Diejenigen Entodermzellen, aus welchen sich das gastrale Mesoderm entwickelt, liegen an der Peripherie der Entodermplatte in unmittelbarer Nachbarschaft der sich eben differenzirenden Zellen des Nervenringes und bilden, wie der Nervenring selbst, je nach der Form der Entodermplatte eine kreisförmige oder ovale Anlage. Diese Zellen können nicht als Urmesodermzellen bezeichnet werden,

und zwar aus dem Grunde nicht, weil bei ihrer nachfolgenden Theilung das eine Theilproduct zu einer Mesodermzelle wird, das andere aber eine Entodermzelle bleibt. Es sind vielmehr Mutterzellen oder Gonaden des gastralen Mesoderms. Die übrigen, näher der Medianlinie gelegenen Zellen der Entodermplatte betheiligen sich an der Mesodermbildung nicht, sondern gehen später mit in die dorsale Wand des gastralen Entoderms über.

Das jüngste Stadium, auf welchem ich die Mesodermgonaden habe nachweisen können, ist jenes unmittelbar vor der Gastrulation (Pseudembolie) stehende, auf welchem die Entodermplatte nur in einem beschränkten, etwa in ihrer Mitte liegenden Bezirke eine flache Einsenkung wahrnehmen ließ (Taf. 19 Fig. 19 *Mg*). Die Entodermplatte besteht hier, auf dem Querschnitte, aus 4 Zellen, von welchen 2 medial und 2 lateral gelegen sind. Die lateralen halte ich für die Mutterzellen des gastralen Mesoderms. Theoretisch muss man sich denken, dass das, wie ich glaube, typische Verhalten der Entodermplatte der Fig. 19 ursprünglich in der ganzen Ausdehnung der Platte sich wiederholte. Erfahrungsgemäß findet das aber auf keinem Stadium statt, weil das gastrale Mesoderm sich nicht zu gleicher Zeit in der ganzen Ausdehnung der Entodermplatte entwickelt, sondern zuerst vorn beginnt und dem Schlusse der Blastoporuslippen gemäß nach hinten fortschreitet. Die Entwicklung der ersten Mesodermzellen offenbart sich dadurch, dass die Mesodermgonaden sich theilen. Demgemäß dürfen wir das Verhalten des Schnittes Fig. 19 auf den weiter vorn gelegenen Schnitten nicht mehr suchen, da in diesem Bereiche die Mesodermgonaden sich bereits getheilt haben werden. Betrachten wir die Schnitte Fig. 18—14, namentlich Fig. 16—14, so bekommen wir Bilder, welche unsere Auffassung zu bestätigen geeignet sind.

Hand in Hand mit der Theilung der Gonaden geht auch eine Vermehrung der übrigen Zellen der Entodermplatte vor sich: sie werden kleiner, platten sich gegenseitig ab und sind leider oft schwer, oft auch gar nicht von den sich anschließenden Mesodermzellen zu unterscheiden (Fig. 16—14). Man kann indessen diesen Übelstand, wenigstens zum Theil, durch eine einfache Überlegung beseitigen: etwas spätere Stadien, auf welchen das Mesoderm sich deutlich abgliedert, lehren, dass dasselbe vorn zuerst als eine einschichtige, höchstens zweischichtige Anlage vorhanden ist (Taf. 19 Fig. 26; Taf. 20 Fig. 38, 40—42), die zwischen Entoderm und Ektoderm sich mehr oder weniger weit ventralwärts ausdehnt. Wir werden kaum

irre gehen, wenn wir auf früheren Stadien diejenigen kleineren Zellen der Entodermplatte für Mesodermelemente halten, welche unmittelbar unter dem Nervenring und dem benachbarten Ektoderm liegen (Taf. 19 Fig. 18 *Mg* rechts, Fig. 15 *Mg* rechts und links, und Fig. 14 rechts). Auf Stadien, wo die Pseudembolie begonnen hat und vorn zum Abschluss und zur Bildung der Nervenplatte gekommen ist (Fig. 26), tritt das Mesoderm vorn in schärferer Weise hervor, während es hinten zum Theil noch in Bildung begriffen ist (vgl. die Schnittserie Fig. 26—32). In Fig. 26 besteht das Mesoderm jederseits aus 4 charakteristischen und ungleich großen Zellen. Die ventraleren Elemente sind kleiner und stehen paarweise neben einander. Die dorsalen, großen Zellen liegen einzeln zwischen Ekto- und Entoderm. Die nun folgenden 4 Schnitte (der 17., 19., 20. und 23. der Serie) gehen durch die zur Gastrulation bereits erhobenen Ränder der Entodermplatte.

Betrachten wir zuvörderst Fig. 29, einen Schnitt, der ungefähr die Mitte und zugleich die tiefste Stelle der Pseudogastralgrube trifft. Der Boden der letzteren ist von 4 nach oben etwas zugespitzten Entodermzellen eingenommen, welche an den Erhebungen der Ränder sich zunächst nicht zu betheiligen scheinen. Die Seitenwand der Grube besteht aber einerseits aus den oberflächlichen Zellen des Nervenringes (*Nr*), andererseits aus großen, länglichen Entodermzellen, von welchen die linke eben in Theilung begriffen ist (*Mg*). Wenn wir diese Figur auf die Fig. 19 der vorhergehenden Serie beziehen, so können wir in den Entodermzellen der Seitenwand der Grube die Mesodermgonaden der Fig. 19 wieder erkennen. Sie betheiligen sich also an der Pseudembolie, erheben sich und streben mit ihren dorsalen Enden der Medianlinie des Rückens zu. Die rechte Gonade hat sich bereits getheilt und die Zelle *Gm*, eine Mesodermzelle, aus sich hervorgehen lassen. In der Verlängerung der Längsachse der linken Gonade liegen ebenfalls kleinere Zellen, von welchen wenigstens die oberste (laterale) sicher zum Mesoderm zu zählen ist. Nach Allem, was ich gesehen habe, und indem ich mich unter Anderem auch auf Fig. 29 stütze, komme ich zu der Annahme: die Mesodermgonaden theilen sich mehrere Male in der Art, dass das eine Stück zu einer Mesodermzelle wird, das andere als Entodermzelle zurückbleibt.

Die weiter vorn geführten Schnitte, Fig. 28 und 27, bieten allmähliche Übergänge zu Fig. 26. Die als Mesodermelemente aufzufassenden Zellen nehmen an Zahl allmählich zu, während ihre

Mutterzellen immer näher zur Medianlinie rücken, bis sie in Fig. 26 zur gegenseitigen Berührung kommen und hier gleich unterhalb der Zellen der Nervenplatte ihren Platz einnehmen (*Mg*). Die schematische Seite dieses Vorganges wird dadurch verdeckt, dass die Entodermzellen des Bodens der Pseudogastralgrube sich zu dieser Zeit ebenfalls lebhaft vermehren (Fig. 30, 28—26), sich in die Länge ziehen und oft in die Pseudogastralgrube hervorragen. Bei der Pseudembolie werden diese Zellen in so fern in Mitleidenschaft gezogen, als ihre Längsachse, welche ursprünglich der Dorsoventralachse des Embryos parallel war, hierbei nach und nach ihre Richtung verändert, sich zuerst spitzwinkelig, dann, nach Vollendung der Pseudembolie, rechtwinkelig zu ihr stellt. Die Zellen haben sich also um 90° gedreht, wobei ihre ursprünglich nach oben (dorsal) gekehrten Enden gegen einander zu liegen kommen, ihre zuerst laterale Fläche zu einer dorsalen wird. Sie verhalten sich in dieser Beziehung nicht anders als die Mesodermgonaden, nur bleiben sie an Ort und Stelle und werden beim Abschlusse der Pseudembolie von den Mesodermgonaden überlagert. Ihre Theilungsachse verändert ihre Stellung in gleichem Sinne: die Spindeln, die früher rechtwinkelig zur dorsalen Fläche des Embryos standen, sind jetzt parallel dazu gerichtet (vgl. Fig. 28 mit Fig. 27 und 26).

Nach der Beendigung der Pseudembolie scheinen die Gonaden keine Mesodermzellen mehr zu liefern. Diese vermehren sich von nun an selbständig und erlangen nach und nach die specifischen Charaktere der späteren Mesodermzellen. Die Gonaden hingegen schließen sich in ihrem ferneren Verhalten den unter ihnen befindlichen Entodermzellen, von welchen sie nur durch ihre Lage zu unterscheiden sind, an. Später gehen sie im vorderen prächordalen Theile des Embryos in die Bildung des gastralen Entoderms ein, während sie hinten zu Bestandtheilen der Chorda dorsalis werden.

Die soeben vorgetragene Anschauung basirt nicht lediglich auf den Präparaten, welchen die Abbildungen entnommen sind, sondern ist durch eine Vergleichung zahlreicher Entwicklungsstadien begründet. Dass die Mesodermgonaden nicht selbst Urmesodermzellen sind, leuchtet schon daraus ein, dass die Stelle, an welche sie schließlich zu liegen kommen, die Mediane des Rückens, auch auf allen späteren Stadien kein Mesoderm enthält. (Sie wird entweder vom gastralen Entoderm oder von der Chorda dorsalis eingenommen.) Als Urmesodermzellen können wir demnach nur diejenigen Elemente bezeichnen, welche aus der 1. Theilung der Mesodermgonaden her-

vorgegangen und zu Mesodermzellen geworden sind. Kurz, das erste mesodermale Theilstück einer Mesodermgonade ist eine Urmesodermzelle. Die letzteren sind bei *Distaplia* nicht in Zweizahl vorhanden, sondern bilden, schematisch gedacht, wie die Gonaden selbst einen Kranz um die Pseudogastralgrube.

Die weitere Entwicklung des gastralen Mesoderms ist verhältnismäßig einfach. Die Vermehrung der Zellen führt erst zu einer Ausbreitung des Mesoderms zwischen Ektoderm und sekundärem Entoderm und schließlich zu einer vollständigen Umwachsung des letzteren. Die Embryonen der hier in Betracht kommenden Stadien sind bereits eiförmig (Taf. 21 Fig. 47) und spitzen sich nach hinten zu. Bei gleicher Vermehrungsintensität umwachsen daher die Mesodermzellen die hintere Partie des Embryos rascher als die vordere, und hinten entwickeln sich dann auch sehr bald mehrere Lagen von Zellen, aber die Zellen selbst bleiben hier naturgemäß größer als vorn (Taf. 20 Fig. 38, 39, 40—44). Nach und nach kommt ein schärferer Gegensatz zwischen den beiden Stücken des Mesoderms zur Ausprägung. Das hintere, caudale Mesoderm geht in die Anlage des Schwanzes über und differenzirt sich später zu den Muskeln desselben. Der vordere, somatische Theil löst sich hingegen sehr bald zu Mesenchymzellen auf, welche in der zwischen Ektoderm und sekundärem Entoderm entstandenen Leibeshöhle zunächst frei umherliegen (Taf. 21 Fig. 47, 51—54; Taf. 22 Fig. 56—58 *Mz* = Mesenchym Taf. 24 Fig. 94—100 *Cmes* = caudales Mesoderm).

Die Art und Weise, wie die ursprünglich eine zusammenhängende Anlage bildenden somatischen Mesodermzellen (Taf. 20 Fig. 38, 40—44) sich zu Mesenchym auflösen, bietet in so fern kein weiteres Interesse, als die Zellen sich einfach von einander abtrennen, was zuerst vorn und in den am meisten ventral vorgedrungenen Mesodermstreifen geschieht (Taf. 20 Fig. 41, 43; Taf. 21 Fig. 47, 51—54). Weiter hinten können die Mesodermzellen länger ihr dichtes Gefüge bewahren. In der ventralen Mediane des Körpers findet man aber stets den Zusammenhang der Zellen aufgelockert (Taf. 21 Fig. 51—54). Sie liegen dann einzeln oder gruppenweise zu 2, 3 und mehr, sind aber in jüngeren Stadien noch alle gleichartig. Erst wenn die Anlage des Schwanzes hervorzuknospen beginnt (Fig. 54), lassen sich 2 Arten von ihnen unterscheiden, welche durch vielfache Übergangsformen mit einander verbunden sind. Die eine Art ist um das Mehrfache größer als die andere und enthält noch Dotterkörper in Menge; ihr Kern ist meistens wandständig, und sie hat im Ganzen

den Habitus einer Fettzelle. In ihrem Verhalten schließt sie sich den ursprünglichen Formen der Mesodermzellen an und erweist sich dadurch als ihr unmittelbares Derivat. Die zweite Art ist durch kleine kugelrunde Zellen vertreten, welche ihren Dotter schon größtentheils assimilirt haben und die Tendenz zeigen, sich den Wandungen des Darmes und dem Ektoderm anzuschließen (Taf. 21 und 22 Fig. 54—58).

Wenn ich vorhin bemerkte, dass das gastrale Mesoderm sich nur im hinteren, pseudembolischen Theile des Embryos vorfindet, so gilt dieser Satz nur bis zu einem gewissen Stadium, welchem ungefähr der Längsschnitt Taf. 21 Fig. 52 entspricht. Die Grenze zwischen dem epibolischen und pseudembolischen Theile ist hier sehr anschaulich durch den vorderen Abschluss der Nervenplatte angegeben; hier liegt eine große eben in Theilung begriffene Ektodermzelle. Wir sehen zugleich, dass die Darmhöhle noch ganz im pseudembolischen Theile liegt, dass ferner auch die Mesodermzellen nur vereinzelt in die epibolische Region, und zwar in der ventralen Mittellinie vorgedrungen sind. Wie der Embryo in die Länge wächst, dehnt sich die Darmhöhle aus und ihre vordere Wandung tritt nach und nach, indem sie das prägastrale Entoderm vor sich her schiebt, in die epibolische Region über, was in gleicher Weise auch mit dem gastralen Mesoderm geschieht (Fig. 53). In der ventralen Mediane erstrecken sich einige Mesodermzellen bis zum vorderen Pole und liegen hier vereinzelt zwischen dem Ektoderm und dem Haufen der Zellen des prägastralen Entoderms. Im dorsalen Theile der epibolischen Region sind zur Zeit noch gar keine Mesodermzellen vorhanden. Hier treten sie erst viel später auf und stammen auch nicht vom gastralen Mesoderm her, sondern entwickeln sich, wie wir gleich sehen werden, aus dem Zellencomplexe des prägastralen Entoderms selbst (Fig. 54).

In der allgemeinen Vertheilung des somatischen Mesoderms oder Mesenchyms im Embryo lassen sich zunächst keine Besonderheiten erkennen. Jedoch möchte ich schon hier auf eine mit *Oe* bezeichnete Stelle der Fig. 54 aufmerksam machen, wo die Mesodermzellen sich bereits jetzt in größerer Menge anhäufen. Sie liegt hinten und ventral unmittelbar unter der Basis der Schwanzknospe, wo später unter Vermittelung einer Entodermausstülpung die Anlage des Ösophagus auftritt. Auf Querschnitten eines etwas späteren Stadiums und bei stärkerer Vergrößerung wird diese Anhäufung noch deutlicher (Taf. 24 Fig. 84 *Oe*). Hier hängt das somatische Mesoderm noch längere Zeit mit dem caudalen zusammen.

Im caudalen Mesoderm kommt es zu einer Mesenchymbildung nicht. Die Zellen behalten ihr gedrängtes Gefüge, bilden mehrere Lagen und verwandeln sich später in die Muskelzellen des Schwanzes. Allmählich werden sie kleiner und bilden ein compactes Gewebe um die Chorda dorsalis, das caudale Nervensystem und den in Bildung begriffenen Caudaldarm (Taf. 22 Fig. 59—61, 70; Taf. 24 Fig. 94—100). Auf Querschnitten durch die Schwanzknospe eines Stadiums, das ungefähr die Mitte zwischen den in Fig. 53 und 54 abgebildeten hält, ist das Mesoderm an der Basis der Knospe ventral noch in lockerer Anordnung (Fig. 59, 60); weiter hinten aber nimmt es sogleich das dichte Gefüge des im übrigen Schwanze vorhandenen an, wesshalb auch die Leibeshöhle sich nicht weiter als bis zur Basis des Schwanzes erstreckt und zugleich mit dem somatischen Mesenchym ihren Abschluss findet (Fig. 61). Beim ferneren Längenwachsthum des Schwanzes werden die caudalen Mesodermzellen kleiner und die Anzahl der von ihnen gebildeten Schichten sinkt bis auf 3 oder 2 herab. Eine Querschnittserie eines nur wenig vorgerückteren Stadiums, als das der Fig. 54, zeigt das somatische Mesoderm bei seinem Übergange in das Mesoderm des Schwanzes (Taf. 24 Fig. 94) zu 2 die Chorda sichelförmig umgreifenden Anlagen consolidirt, welche oben vom Ektoderm und dem Medullarrohr, unten noch vom Entoderm des Vorderdarmes begrenzt sind. An den Seiten stoßen sie an die nun geräumig gewordene Leibeshöhle und scheinen sich an der Mesenchymbildung zu betheiligen, indem sich Zellen aus ihrem Verbande lösen, frei werden und in die Leibeshöhle hinein gerathen. Diese Verhältnisse sind an dem nächstfolgenden, hinteren Schnitte (Fig. 95) deutlich zu sehen, welcher auch die Grenze zwischen dem somatischen und caudalen Mesoderm bezeichnet. Weiter hinten führen die zur ventralen Abgrenzung des Schwanzes sich entwickelnden Einstülpungen des Ektoderms (Taf. 24 Fig. 95—100) zu einer Abgrenzung des caudalen Mesoderms von der Leibeshöhle. Ersteres stößt hier ventral auch nicht mehr an den Vorderdarm, sondern an den Schwanzdarm, welcher hier noch eine nach unten offene Rinne ist. Die 2 weiteren Schnitte bieten in Bezug auf das Mesoderm keine wesentlichen Veränderungen. Hingegen zeigt der Schnitt Fig. 99, der die Stelle *Oe* der Fig. 54 und 84 trifft, dass das caudale Mesoderm hier noch einmal mit dem somatischen in Zusammenhang tritt (*Sm*, *Cmes*). Auf dem folgenden Schnitte sind die caudalen Einstülpungen des Ektoderms bis zur Medianlinie herangewachsen und zur Berührung gekommen, was die vollkommene Abgrenzung des Schwanzes vom

Körper zur Folge hat (Fig. 100). Die folgenden Schnitte bieten kein weiteres Interesse mehr und sind nichts als Wiederholungen des Querschnittes Fig. 100.

Von nun an entwickelt sich das caudale Mesoderm selbständig weiter und bald beginnen seine Zellen sich in Muskelzellen umzubilden.

Hinsichtlich des Mesoderms des epibolischen Abschnittes, des prägastralen Mesoderms, können wir uns kurz fassen. Es entsteht nicht in symmetrischer Weise und auch später als das gastrale Mesoderm. Die Grundlage, aus welcher es sich entwickelt, ist im prägastralen Entoderm gegeben (Taf. 21 Fig. 48, 52—54; Taf. 22 Fig. 55—58 *Pge*). Hier entwickelt sich das Mesoderm von vorn herein als Mesenchym, indem einzelne periphere kleinere Zellen des prägastralen Entoderms sich loslösen und unter mehrfachen Theilungen in Formen verwandeln, welche in allen Beziehungen den aus dem gastralen Mesoderm hervorgegangenen beiden Arten der Mesenchymzellen gleichen. Dieser Process beginnt erst, wenn das somatische Mesenchym in die epibolische Hälfte einzuwandern anfängt (Taf. 21 Fig. 52—54). Dasselbe bekommt also von dem prägastralen Entoderm einen mächtigen Zuwachs an Mesenchymzellen, und beide Bildungen — die Derivate des gastralen und prägastralen Mesoderms — vermischen sich mit einander und sind dann in ihrer Herkunft nicht mehr aus einander zu halten (vgl. namentlich Fig. 55—58).

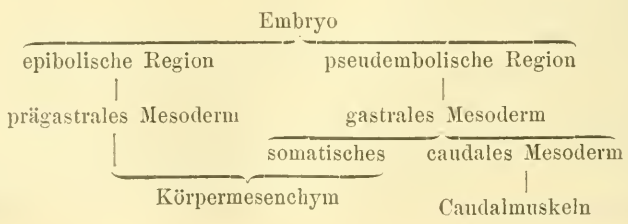
Eine ausführlichere Schilderung des Vorganges, durch welchen die Zellen des prägastralen Entoderms sich in Mesenchym umwandeln, ist überflüssig; ich verweise aber auf Taf. 21 und 22 Fig. 54, 55—58, wo er eine naturgetreue Darstellung gefunden hat. — Erwähnenswerth wäre noch der Umstand, dass das Mesenchym der dorsalen Region des epibolischen Abschnittes sich am spätesten entwickelt, so dass selbst auf Stadien, wie dem der Fig. 54, hier erst einzelne freie Zellen wahrzunehmen sind.

Versuchen wir die Mesodermbildung von *Distaplia*, wie sie aus der obigen Schilderung hervorgeht, zusammenzufassen, so wird sich ungefähr Folgendes ergeben:

Wir haben 1) das Mesoderm des epibolischen Theiles des Embryos (prägastrales Mesoderm) und 2) das Mesoderm der pseudembolischen Region (gastrales Mesoderm) zu unterscheiden. Die Elemente des letzteren entstehen frühzeitig, noch vor dem Abschluss der Pseudembolie aus ventralen resp. lateralen Theilstücken von Entoderm-

zellen, welche im Umkreise der Entodermplatte, unter dem Nervenringe liegen und als Mutterzellen oder Gonaden des gastralen Mesoderms bezeichnet werden können. Nach Vollendung der Pseudembolie liegen die Mesodermgonaden unter der Nervenplatte und gehen vorn in Bestandtheile des gastralen Mesoderms über, hinten nehmen sie Antheil an der Bildung der Chorda dorsalis. Sie produciren Mesodermelemente, bleiben aber selbst als wahre Entodermzellen bestehen. Das gastrale Mesoderm legt sich bilateral an und scheidet sich im Folgenden in das Mesoderm des Körpers der Larve (somatisches Mesoderm) und in das des Schwanzes (caudales Mesoderm). Letzteres bleibt als solide Anlage bestehen und wird zur Muskelschicht des Schwanzes, während das erstere sich nach und nach in Mesenchym auflöst, dessen Zellen später auch in die epibolische Region des Embryos eindringen. — Das prägastrale Mesoderm entsteht viel später aus den vor dem Darme liegenden Zellen des prägastralen Entoderms. Letzteres bildet sich nach und nach vollständig in Mesenchymzellen um, die mit den Mesenchymzellen des gastralen Mesoderms in allen Beziehungen übereinstimmen. Die beiden Anlagen, das somatische und prägastrale Mesoderm fließen schließlich in ein gemeinsames Gewebe, das Körpermesenchym, zusammen. Ausdrücklich sei hervorgehoben, dass am gastralen Mesoderm weder in seinem somatischen noch caudalen Theile keinerlei Spuren einer Segmentirung wahrzunehmen sind. Eben so fehlt im caudalen Mesoderm jegliche Andeutung eines dem Myocölom vergleichbaren Hohlraumes. — Die Mesodermentwicklung bei *Distaplia* kann in keiner Weise auf eine den Hertwig-schen Enterocoeliern entsprechende Form zurückgeführt werden (vgl. weiter unten pag. 616).

Tabellarisch lässt sich die Mesodermentwicklung bei *Distaplia* folgendermaßen ausdrücken.



Nach Maurice & Schulgin entsteht das (somatische) Mesoderm bei *Amaroecium* erst nach dem Verschluss der Medullarplatte, und zwar noch innerhalb des ungefurchten Dotters (vgl. oben pag. 577), also auch vor der Bildung des eigentlichen Entoderms. Die Zellen erscheinen als paarige Anlagen zur Seite des Medullarrohres und verlieren nach und nach ihren Dotter. Durch die Entstehung des definitiven Entoderms werden sie nach der Peripherie gedrängt, wo ihr Zellenverband sich nach und nach auflockert. Nachdem die 3 Keimblätter sich gebildet haben, bleibt eine ventrale ungefurchte Dottermasse zurück, welche erst später zum Theil sich zu kleinen unregelmäßigen und verlängerten Körperchen auflöst, zum Theil von den Zellen des gastralen Entoderms resorbirt wird. Die Muskeln des Schwanzes entstehen wie die Zellen der Chorda dorsalis frei aus dem unsegmentirten Entoderm und verhalten sich darin den übrigen Mesodermzellen gleich.

Hieraus können wir jedenfalls entnehmen, dass bei *Amaroecium* ein unserem prägastralen Entoderm zu vergleichender Entodermabschnitt vorhanden ist, dass also das Mesoderm auch hier in 2 große Gruppen eingetheilt werden kann. Auf die Differenzen, welche sonst zwischen Maurice & Schulgin und mir vorliegen, gehe ich nicht weiter ein, sondern verweise zum Theil auf das früher Gesagte.

2. Bei *Clavellina Rissoana*.

Die ersten genauen Angaben über die Entstehung des Mesoderms bei den socialen Ascidien rühren von van Beneden her. In einer kurzen Notiz im Z. Anzeiger (1881) theilt er mit, dass die Ascidien im Sinne der Gebrüder Hertwig Enterocoelier seien und dass das Mesoderm sich bei ihnen auf paarige Ausstülpungen des Entoderms (Coelomdivertikel) zurückführen lasse.

Ein Jahr später erschien die Untersuchung Seeliger's, welche die obigen Angaben nicht bestätigte. Ihr zufolge entsteht das Mesoderm zur Zeit der Bildung der Nervenrinne. »Sobald nun in der Medianebene die Nervenrinne sich bildet, werden die darunter liegenden oben als Chordazellen bezeichneten Entodermzellen aus dem Zusammenhange der übrigen beiderseits herausgerissen und ventralwärts vorgeschoben. So erscheint also die Chorda auf dem Querschnitt (Taf. VIII Fig. 89 von beiden Seiten und ventral von einem einschichtigen Kranz von Entodermzellen eingeschlossen, der nur dorsal offen ist. Diese offene Stelle aber wird durch die Medullarplatte

und später durch das Nervenrohr geschlossen. Die beiden die Chorda seitlich begrenzenden entodermalen Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Körperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen« (pag. 58). Das caudale Mesoderm bleibt einschichtig und seine Zellen scheinen sich nicht weiter zu vermehren. Vorn hingegen (somatisches Mesoderm) finden rege Zelltheilungen statt, welche zur Mehrschichtigkeit der Mesodermstreifen führen. Diese schieben sich als compacte Masse weiter nach vorn »über die Chordaregion hinaus und erscheinen auf dem Querschnitt in zwei durch das Nervenrohr geschiedene Partien zwischen Hautschicht und Darmrohr eingekeilt. Übrigens löst sich eine große Anzahl Zellen vollständig los und durchwandert die ganze zwischen Darm und Hautepithel sich immer mehr ausbreitende primäre Leibeshöhle. Diese Zellen vermehren sich außerordentlich rasch unter steter Größenabnahme bei bedeutender Variabilität in der Form« (pag. 71).

Zwei Jahre später veröffentlichten dann VAN BENEDEN & JULIN ihre ausführliche, bereits mehrfach citirte Arbeit (2) und versuchten in ihr die obige Ansicht VAN BENEDEN's an der Hand zahlreicher Abbildungen schärfer zu begründen. Auf diese für die ganze Morphologie der Ascidien sehr werthvolle Arbeit müssen wir etwas genauer eingehen.

Mesoderm und Chorda entwickeln sich bei *Clavellina* aus gemeinsamer Anlage, welche schon am Anfange der Invagination (Pseudembolie) wahrgenommen werden konnte. Etwas später besteht das Entoderm der Gastrula überall noch aus einer einzigen Zellenschicht, an welcher aber 2 Partien zu unterscheiden sind: die Entodermzellen unmittelbar unter dem Nervenringe sind viel kleiner als diejenigen, welche unter dem übrigen Ektoderm liegen. Jene bilden, wie die Nervenzellen selbst, einen geschlossenen Ring um den noch weit offenen Blastoporus und stellen die gemeinsame Anlage der Chorda und des Mesoderms vor. Während diese Anlage sich nun (Stadium I) aus mehreren Zellenschichten zusammensetzt, bestand sie am Anfange der Gastrulation aus einer einzigen Reihe von Zellen. Aber auch in der mehrschichtigen Anlage sind die Chorda- und Mesodermzellen noch nicht scharf von einander zu unterscheiden. So verstehe ich wenigstens folgende Stelle des Textes. »Les cellules qui siègent d'une part aux côtés du blastopore, d'autre part aux limites latérales de l'ébauche de la notocorde donnent naissance au mésoblaste futur. Mais il n'est pas possible de reconnaître, au stade

que nous considérons, la limite entre l'ébauche de la notocorde et celle du futur mésoblaste« (pag. 261). Im Stadium I besteht also die gemeinsame Anlage der Chorda und des Mesoderms aus 2 Hälften, welche in Form eines Ringes den Blastoporus umgeben. Im Stadium II zerfällt sie in ihre Bestandteile, und aus dem primären Entoderm sind jetzt hervorgegangen 1) die Chorda, 2) die beiden Mesodermanlagen und 3) das secundäre oder gastrale Entoderm. Die Chorda bildet das Dach des Darmes und besteht aus einer ventralwärts leicht concaven Platte. Rechts und links von ihr sind die Zellen des Entoderms (resp. Mesoderms) kleiner. Sie tragen zur Begrenzung des Darmlumens bei, welches sich in 2 laterale Divertikel continuirlich fortsetzt. Diese seitlichen Stücke des Entoderms bilden die Anlage des vorderen Theiles des Mesoderms. Auch histologisch sind die Zellen dieser Anlagen anders beschaffen, als die Zellen der Chorda und des gastralen Entoderms: sie färben sich intensiver in Boraxcarmin und enthalten im Plasma statt der gröberen Dotterelemente der anderen Zellen nur feine Körnchen.

Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dass Chorda und Mesoderm sich aus gemeinsamer Anlage auf Kosten des primären Entoderms entwickeln: dass ferner das Mesoderm im vorderen Theile zuerst in Gestalt zweier Coelomdivertikel zwischen Chorda und gastralem Entoderm zur Erscheinung kommt.

Von Wichtigkeit ist der Umstand, dass VAN BENEDEN & JULIN diese Coelomdivertikel nur im vorderen Abschnitt des Embryos (Stad. II) gefunden haben. Über die hinteren Partien lauten ihre Angaben unsicher. Jedenfalls konnten sie an Querschnitten, welche durch den nahezu geschlossenen Blastoporus und nach hinten von ihm geführt wurden, keine Coelomdivertikel wahrnehmen.

Auf dem Stadium III gelangt nun das Mesoderm zur schärferen Ausprägung. Im vorderen Theile des Embryos besteht es aus 2 Zellenlagen, von welchen die innere, dem Darmentoblast anliegende mit dem letzteren verbunden ist, während die äußere, sich dem Ektoderm anschließende mit den Chordazellen im Zusammenhange steht. Zwischen beiden Zellenschichten ist noch eine Spur der Ausstülpungen der Gastralhöhle (Coelom) zu finden; jedenfalls setzt sich die letztere virtuell zwischen ihnen fort und stellt das Homologon der Leibeshöhle der Enterocoelier vor.

Im hinteren Theile des Embryos besteht das Mesoderm jederseits zunächst aus einer einzigen Lage von größeren Zellen, welche weiter hinten continuirlich in die Zellen des gastralen Entoderms

übergehen. Noch weiter hinten wird das Mesoderm schließlich durch die lateralen Partien des gastralen Entoderms selbst repräsentirt.

Auf dem Stadium IV ist von einem Coelom in den vorderen Mesodermstreifen nichts mehr zu sehen, und ihre Zellen verlieren allmählich den epithelialen Charakter ganz. Es sind solide Zellenhaufen geworden, welche von vorn nach hinten an Umfang abnehmen. Die mit der Chorda in Verbindung stehenden Zellen (parietaler Mesoblast) setzen sich wahrscheinlich direct in die hintere Partie der Larve fort, wo sie continuirlich mit dem gastralen Entoderm zusammenhängen. Es würde hier die halbmondförmige, dorsalwärts concave Linie, die einerseits das Mesoderm, andererseits das Entoderm von der Chorda trennt, das Homologon der Coelomdivertikel sein. — Die Mesodermanlage bei *Clavellina* lässt also in Entstehung und weiterer Entwicklung 2 von einander scharf gesonderte Theile unterscheiden: 1) die vordere mehrschichtige, sich in Form von Coelomdivertikeln anlegende Partie und 2) die hintere einschichtige Anlage, die in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem gastralen Entoderm bleibt. Jene löst sich später in Mesenchymelemente (freie Mesodermzellen, SEELIGER) auf; aus dieser entwickeln sich die Muskelplatten des Schwanzes.

Ausdrücklich sei noch hervorgehoben, dass Chorda, Mesodermstreifen und Nervensystem als paarige Bildungen auftreten, welche gegen einander rücken und erst viel später zu einheitlichen Organen verschmelzen. »Il n'éxiste donc pas au début d'organes médians; les organes médians en apparence comme le myelencéphale et la notocorde sont, de par leur origine, des organes pairs et latéraux, comme tous les autres organes du corps« (2 pag. 274—275).

So weit VAN BENEDEN & JULIN.

Die Resultate nun, zu welchen die Untersuchung der Mesodermentwicklung von *Distaplia* mich führte, harmoniren, wie wir sehen, nicht in allen Beziehungen mit den Angaben der beiden belgischen Forscher. Dies rührt, so dachte ich mir, hauptsächlich daher, dass ich an einer anderen Species arbeitete, die von dem Objecte VAN BENEDEN & JULIN's immerhin etwas weiter absteht. Da sich auch in anderen Beziehungen bei *Distaplia* abweichende Verhältnisse gefunden haben, so wäre es nicht befremdend gewesen, wenn auch die Entstehung des Mesoderms sich modificirt gezeigt hätte. Ich habe anfangs diese Verhältnisse bei *Distaplia* dadurch auf die bei *Clavellina* zurückführen wollen, dass ich einfach die Coelomausstülpungen hier solid geworden sein ließ, wozu mir hauptsächlich die abweichende

Entwicklung der Darmhöhle und die nur vorübergehend auftretende pseudembolische Höhle (Pseudogastralgrube) den Anstoß gaben (2). Nach und nach aber gelangte ich, namentlich durch die Erkenntnis, dass die Zellen der Entodermplatte wahre Entodermzellen sind, sowie dass die ersten Mesodermzellen schon vor dem Abschlusse der Gastrulation als Theile ihrer Gonaden entstehen und anfangs einen einschichtigen Zellenring zwischen Entoderm und Ektoderm bilden, zu einer anderen Überzeugung: das Verhalten des Mesoderms bei *Distaplia* schien mir ein ursprünglicheres zu sein, und aus ihm müssten erst die Coelomdivertikel von *Clavellina* abgeleitet werden. Da aber *Clavellina*, wie wir sahen, in allen anderen Beziehungen einen mehr palingenetischen Charakter zeigte als *Distaplia*, so war in Hinsicht der Mesodermentwicklung ein Widerspruch vorhanden, den ich nicht eher gelten lassen wollte, als bis ich bei allem Vertrauen zu den Untersuchungen VAN BENEDEN & JULIN's die Verhältnisse bei *Clavellina* aus eigener Anschauung und von diesem Gesichtspunkte aus kennen gelernt haben würde. Die Vermuthung, dass die Mesodermentwicklung bei *Clavellina* demselben Typus folgt wie bei *Distaplia*, fand durch meine Untersuchungen eine Bestätigung. Die abweichenden Resultate, zu welchen ich gekommen bin, glaube ich durch die Annahme erklären zu können, dass ich Stadien vor mir hatte, die zwischen denen VAN BENEDEN & JULIN's liegen.

Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass meiner Untersuchung von *Clavellina* nur Schnittpräparate zu Grunde liegen, welche sämmtlich von orientirten Objecten herstammen (vgl. Taf. 23).

Betrachten wir zunächst 2 mediale Längsschnitte aus früher Gastrulationsperiode. Fig. 71 ist ein jüngeres, Fig. 72 ein etwas älteres Stadium. An diesen Schnitten ist Vorn und Hinten leicht an der verschiedenen Anordnung der großen, dicht mit Deutoplasmakörnchen gefüllten Entodermzellen zu erkennen. Hinten sind nämlich in Fig. 71 vier, in Fig. 72 fünf Zellen vorhanden, welche sich auf besondere Art gruppiren und auch kleiner als die übrigen Entodermelemente sind. Ihre inneren Enden spitzen sich zu und streben einander entgegen, so dass sie sich fast alle berühren. Wie aus Querschnitten zu ersehen ist, ist dieser Complex paarig an den Seiten der Medianlinie angeordnet, und seine Zellen helfen später aller Wahrscheinlichkeit nach den Caudaldarm bilden. Das Vorderende der Gastrula besteht aus sehr großen, massiven Zellen, welche in der Regel an der Basis breiter sind und nach dem Gastralraum hin sich zuspitzen. Aus einer Vergleichung von Fig. 71 und 72

geht weiterhin hervor, dass das Hinterende sich, wie zu erwarten war, an der Pseudembolie nicht betheiligt, während die vordere Lippe des Blastoporus, wie man sich uncorrecter Weise auszudrücken pflegt, gegen die hintere Lippe gepresst ist und sich zuletzt mit ihr verlöthet. Diese Figuren zeigen außerdem, dass die Theilungsspindeln der Entodermzellen noch immer tangential zur ektodermalen Oberfläche gelagert sind. Wenn wir also Querschnitte von solchen Stadien anfertigten, so müssten wir die Mitosen der Entodermzellen entweder schräg oder meistens quer treffen.

An Querschnitten, die etwas älteren Stadien entnommen sind, als dem der Fig. 72, sieht man aber die Theilungsrichtung bei gewissen Entodermzellen geändert, und zwar bei solchen, welche entweder unmittelbar unter den Zellen des Nervenringes liegen oder doch nur durch eine Entodermzelle von ihm geschieden sind. Hier stellt sich die Kernspindelachse radiär zur ektodermalen Fläche und führt zu einer Theilung, durch welche zwischen die beiden primären Keimblätter Zellen eingeschoben werden, die als erste Mesodermzellen betrachtet werden können (Taf. 23 Fig. 73). Das Stadium, auf welchem dies zuerst geschieht, scheint innerhalb gewisser, zeitlich allerdings nahestehender Grenzen zu variiren. In den meisten Fällen kann man aber noch vor dem Verschluss des Blastoporus solche Theilungen, ja selbst bereits abgesonderte Mesodermzellen finden. In Fig. 73, einem Querschnitt aus dem vorderen Theile des noch weit offenen Gastrularaumes, ist Beides zu sehen: auf der linken Seite zeigt eine Entodermzelle eine Mitose mit radiär gerichteter Spindelachse, auf der rechten wird die Theilung der entsprechenden Entodermzelle sich bereits vollzogen haben, da wir hier eine Mesodermzelle zwischen Entoderm und Ektoderm eingeschoben finden. Nachdem der Blastoporus eine Strecke weit zum Abschlusse gekommen ist, liegen vorn stets mehrere Mesodermzellen, entweder in einer Reihe, wie es Fig. 74 links zeigt, oder aber zu einem soliden Zellcomplexe gruppirt (rechts). Sie haben hier durchaus den Charakter der Entodermzellen und sind noch mit Dotterkörpern von derselben Größe prall gefüllt. Ihre zahlreichen Mitosen deuten jedenfalls auf eine intensive Vermehrung hin, so dass die Annahme einer weiteren Betheiligung der Entodermzellen an der Bildung des Mesoderms überflüssig erscheint. — Der demselben Embryo mehr nach hinten entnommene Schnitt Fig. 75 zeigt primitivere Verhältnisse: hier sind manche Mesodermgonaden noch in Theilung begriffen, während andere schon jederseits eine Mesodermzelle abgeschnürt haben.

Die Zellen in der dorsalen Medianlinie der beiden Schnitte, zwischen den Mesodermanlagen, gehören unzweifelhaft zu den Elementen der späteren Chorda dorsalis. Die Ektodermzellen darüber bilden die noch wenig differenzirten Bestandtheile der Nervenplatte.

Wenn wir nun die Anlage des Mesoderms von *Clavellina* mit der des gastralen Mesoderms von *Distaplia* vergleichen, so ergiebt sich eine in die Augen fallende Übereinstimmung. In beiden Fällen entsteht es aus Theilungen von Entodermzellen, welche in nächster Nähe der Blastoporuslippen liegen, also aus Zellen, welche sich selbst nicht in Mesodermelemente umwandeln, sondern beständig zum gastralen Entoderm gehören.

Eine andere schwierige Frage, die ich zu meinem Bedauern nicht endgültig beantworten kann, betrifft das Verhältnis der ersten Mesodermzellen (*Clavellina*) zu den Chordazellen, kurz, die Frage, ob die zu Chordazellen werdenden Entodermzellen Mesodermgonaden sind oder nicht. Nach Allem, was ich gesehen habe, muss ich die Zellen *ch*^{1} und *ch*^{2} der Taf. 23 Fig. 73 für die späteren Chordazellen der Fig. 74 und 75 halten, und es scheint mir zweifellos, dass jederseits wenigstens eine Reihe von Mesodermzellen von ihnen abstammt. Andererseits muss man annehmen, dass auch die den späteren Chordazellen unmittelbar anliegenden Entodermelemente sich an der Mesodermbildung betheiligen, worauf die Fig. 75, wo sie in radiärer Theilung begriffen sind, hinweist. Hiermit würde sich ein Unterschied zwischen *Clavellina* und *Distaplia* ergeben, der jedenfalls in der eigenthümlichen Entwicklung der Chorda bei der letzteren Form seine Erklärung findet (vgl. unten pag. 623 ff.). Wir hätten also bei *Clavellina* einen Doppelring von Mesodermgonaden. Die Zellen des dorsalsten gehen nach Lieferung ihrer Mesodermzellen in die Anfangs nur zweischichtige Chordaanlage ein, diejenigen des ventralen bleiben gastrale Entodermzellen.

Aus dieser Darstellung dürfte sich jedenfalls ergeben, dass die Zellen des primären Entoderms sich nicht selbst in Mesodermzellen umwandeln, so dass letztere niemals zur Begrenzung der Darmhöhle resp. ihrer Divertikel beitragen, sondern immer zwischen den beiden primären Keimblättern liegen. Zuerst bilden sie in der Regel eine einfache Schicht (Taf. 23 Fig. 74 links), welche erst später, also secundär, durch Vermehrung der Zellen vorn in eine zwei- und mehrschichtige Anlage übergeht. Die Entstehung des Mesoderms ist daher in keiner Weise an Ausstülpungen der Gastralhöhle (Cölom-

divertikel) gebunden. Bilder, wie sie van Beneden & Julin (2) zur Annahme der Divertikel führten, können nur secundär entstanden sein. Ich habe lange Zeit, auch auf späteren Stadien, nach Zuständen gesucht, welche etwa ihrer Fig. 2*d* auf Taf. 7 oder der Fig. 3*e* auf Taf. 8 entsprächen, fand sie aber nicht und muss weiterhin hinzufügen, dass ich niemals Etwas gesehen habe, was irgend wie auf eine Fortsetzung der Gastralhöhle zwischen den Mesodermzellen hingedeutet hätte. Daher muss ich Seeliger beistimmen, wenn er sagt: »bei der phyletischen Ableitung der seitlichen Mesodermstreifen der Appendicularien [?] und Larven aus paarigen, den Cölomsäcken der Vertebraten zu homologisirenden Ausstülpungen, muss festgehalten werden, dass dafür in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien keine Beweise zu finden sind« (citirt nach v. B. & J. 2 pag. 287).

Betrachten wir nun die Mesodermentwicklung bei *Clavellina* an einer Serie von Querschnitten weiter, wo die Nervenplatte erst hinten eine Strecke lang zum Medullarrohr geschlossen ist. Dieses Stadium ist etwas älter, als der Embryo, welchen van Beneden & Julin (2) auf Taf. 7 Fig. 3*a* im optischen Längsschnitte und auf Taf. 8 Fig. 3*b*—*g* in einer Reihenfolge von Querschnitten abbilden. Unser Schnitt Taf. 23 Fig. 76 trifft den Embryo an der vorderen Grenze seiner Nervenplatte, welche hier eine seichte Rinne bildet, zugleich aber auch an der Vordergrenze des Mesoderms. Der Schnitt ist nicht ganz quer ausgefallen, was an der verschiedenen Anordnung der Mesodermzellen auf beiden Seiten zu sehen ist. Rechts sind deutlich 3 Zellen vorhanden, während links nur eine größere getroffen ist[1]. Im Schnitte Fig. 77, der 4 Schnitte (von $7^1/_2$ μ Dicke) mehr nach hinten liegt, besteht die Mesodermanlage rechts aus 4 Zellen in einer Reihe, links aus 6 Zellen, von welchen die 3 ventralen zweischichtig angeordnet sind. Zwei Schnitte weiter hinten

[1] Es muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass man sowohl bei *Distaplia* wie bei *Clavellina* selten einen Querschnitt von Embryonen erhält, dessen rechte und linke Hälfte in allen Beziehungen Spiegelbilder wären. Dies rührt von der Unmöglichkeit her, die Objecte bis auf eine Zellenschicht genau zu orientiren. Die Asymmetrie der Schnitte tritt bei den Medullarwülsten verhältnismäßig nur wenig auffallend zu Tage, äußert sich aber um so schärfer in den Mesodermanlagen. Dies liegt zum Theil darin, dass die Entwicklung des Mesoderms von vorn nach hinten fortschreitet, zum Theil wohl auch in der unsymmetrischen Vermehrung der Mesodermzellen selbst. Hat der Schnitt z. B. die linke Seite des Embryos um eine Zellenschicht weiter vorn getroffen als die rechte, so erhält man links primitivere Zustände des Mesoderms als rechts.

(Fig. 78) ist die Mesodermanlage auf beiden Seiten zweischichtig, wobei rechts die ventralen Zellen bedeutend kleiner geworden sind und auch ventral mehr vordringen. Noch 2 Schnitte weiter (Fig. 79) ist das Mesoderm rechts an seiner dicksten Stelle, noch im Bereiche der Chorda, sogar vierschichtig, links durchweg dreischichtig. Wieder 2 Schnitte weiter (Fig. 80) sind die Mesodermanlagen nochmals nur zweischichtig; die Zellen sind aber bedeutend größer als vorn und reichen auch namentlich rechts mehr nach unten. Der Schnitt Fig. 81 liegt bereits weit hinten, um 5 Schnitte von Fig. 80 entfernt; hier besteht das Mesoderm jederseits aus einer einschichtigen Anlage von 4—5 Zellen, welche die Chorda sichelförmig umgiebt und oben an das hier geschlossene Medullarrohr, unten an die Zellen des Caudaldarmes grenzt. Der letzte Schnitt Fig. 82 endlich bietet kein weiteres Interesse dar, und dies gilt auch von allen Schnitten zwischen den hier abgebildeten, da sie nur vielfache Übergänge zeigen.

In ihrem histologischen Charakter schließen sich die Mesodermzellen da, wo sie nur eine einzige Schicht bilden, auf das engste den Zellen des gastralen Entoderms und der Chorda an (Taf. 23 Fig. 76, 81 und 82). Wo sie aber in mehreren Schichten vertreten sind, gewinnen sie mehr den Habitus der Ektodermzellen, indem sie in der Assimilation ihres Dotters rasch fortschreiten und in Boraxcarmin sich beinahe eben so intensiv färben wie die Nervenzellen (Fig. 77—80).

Nach Allem, was hier über die Mesodermbildung bei *Clavellina* gesagt wurde, erscheint eine wenn auch nur zeitweilige Eintheilung der Mesodermanlagen in Somato- und Splanchnopleura nicht zulässig. Auch wo das Mesoderm zweischichtig ist und man ein parietales und viscerales Blatt unterscheiden möchte, besteht keine Homologie zwischen diesen Lagen und den Begrenzungsschichten des Cöloms bei den Enterocoeliern. Um die vorgetragene Auffassung über die Entstehung des Mesoderms bei *Clavellina* anschaulich zu machen, kann man von den speciellen Verhältnissen der zeitlichen und örtlichen Aufeinanderfolge seiner einzelnen Entwicklungsphasen abstrahiren und einfach annehmen, dass es jederseits in der ganzen Länge des Embryos durch Theilungen seiner Gonaden als eine einschichtige Lage von wenigen Zellen entsteht, in der vorderen Region durch raschere Vermehrung dieser Zellen zwei- und mehrschichtig wird, hinten dagegen einschichtig bleibt. Hierin befinde ich mich im Einklange mit Seeliger, kann aber seine Eingangs erwähnte Angabe, nach welcher

Zellen des primären Entoderms direkt zu Mesodermzellen werden, nicht bestätigen.

Die vordere Partie des Mesoderms (somatisches Mesoderm) löst sich auch bei *Clavellina* nach Seeliger und van Beneden & Julin (2) in Mesenchym auf, während die hintere (caudales Mesoderm) sich zu den Muskeln des Schwanzes umbildet. Die Grenze zwischen den beiden Regionen ist bei *Clavellina* nicht so scharf wie bei *Distaplia*, was zweifellos mit der bei ihnen verschieden weit nach vorn reichenden Chordaanlage in Zusammenhang steht. Bei *Clavellina* greifen die Anlagen des somatischen und caudalen Mesoderms weit in einander über, so dass wir eine ganze Reihe von Querschnitten erhalten, auf welchen beide vertreten sind. Dorsal, in der unmittelbaren Umgebung der Chorda, finden sich größere, noch dotterhaltige und großkernige Mesodermzellen, welche sich später unstreitig in Muskelzellen umwandeln. Ventral und seitlich von ihnen gelegene Mesodermzellen »bilden sich hingegen in Mesenchym um (Taf. 23 Fig. 80 *Cmes* und *Sm*). »Die der Chorda unmittelbar anliegenden Zellen,« sagt Seeliger, lassen sich durch ihre Form und festere Verbindung unter einander zu zwei paarig verlaufenden Zellstreifen als Muskelzellen erkennen. Ein jeder Streifen setzt sich aus drei [über einander gelagerten] Zellreihen zusammen, die nach hinten zu continuirlich in die seitlichen Muskelbänder des Schwanzes übergehen« (pag. 70). Ich finde dies richtig und sehe in Fig. 80 drei der Chorda sich anschließende Zellen (*Cmes*), welche durch Größe und Beschaffenheit ihrer Kerne, sowie durch den größeren Gehalt an Dotterpartikelchen sich von den nach außen liegenden Zellen (*Sm*) wesentlich verschieden zeigen. Auf Schnitten weiter hinten gehen sie continuirlich in die Mesodermzellen der Fig. 81 und 82 (*Cmes*) über, die sich zweifellos zu Muskelelementen umbilden, da in dieser so weit hinten gelegenen Region überhaupt kein Mesenchym mehr gebildet wird. Hiermit komme ich in einen Gegensatz zu den oben angeführten Anschauungen van Beneden & Julin's, nach welchen sich gerade der »parietale Mesoblast« in die Muskelzellen des Schwanzes fortsetzt.

Wenn das somatische und caudale Mesoderm bei *Clavellina* sich ohne Weiteres mit den gleich benannten Producten des gastralen Mesoderms von *Distaplia* vergleichen lassen, so verhält es sich mit dem prägastralen Mesoderm der zusammengesetzten Ascidien anders. Dieses findet in der Entwicklung von *Clavellina* kein Homologon, und zwar aus dem Grunde, weil bei den socialen Ascidien auch das prägastrale Entoderm fehlt. Die Wandung des Darmes ist

hier überall einschichtig. Das prägastrale Entoderm und Mesoderm von *Distaplia* muss daher als ein durch den Reichthum an Nahrungsmaterial neuerworbenes Gebilde betrachtet werden.

3. Bei den einfachen Ascidien.

Über die Entstehung des Mesoderms der einfachen Ascidien habe ich keine selbständigen Untersuchungen angestellt und bin daher genöthigt, mich auf die Litteraturangaben zu stützen, welche zum größten Theile noch aus der älteren Zeit stammen. Wenn auch die einfachen Ascidien in ihrer Gesammtentwicklung das classische Object Kowalewsky's und Kupffer's bildeten und als Basis zur Begründung der Verwandtschaft der Tunicaten mit den Wirbelthieren dienten, so ist doch gerade die Entstehung des Mesoderms derjenige Punkt, der beim Studium der betreffenden Abhandlungen am wenigsten befriedigend wirkt. Hierüber entspann sich denn auch von Anfang an eine Controverse zwischen Kowalewsky und Kupffer (1), indem Letzterer eine mehrschichtige Blastula fand und die nach der Invagination zwischen den beiden primären Keimblättern liegende Zellschicht als Mesoderm deutete (vgl. oben pag. 565 ff). Kowalewsky (3) bestritt diese Angabe und beschrieb in dieser Arbeit die Mesodermbildung bei *Ascidia mamillata* etwas genauer. Er bestätigte zunächst seine und Metschnikoff's (1) Beobachtungen über die entodermale Genese des Mesoderms (»Muskelblatt«) und gelangte schon damals zur Unterscheidung eines vorderen und hinteren Muskelblattes. Die Muskelzellen des Schwanzes entstehen nach ihm direkt aus lateralen Zellen des gastralen Entoderms, so »dass sie desshalb eigentlich nur die im hinteren Theile des Embryo seitlich liegenden Zellen des unteren Blattes sind« (3 pag. 110). Diese Muskelzellen erstrecken sich nach vorn weiter, als die Chorda reicht, und liegen hier an der Seite des Vorderdarmes. Sie »liegen am hinteren Ende des auswachsenden Schwanzes zu zwei, je mehr nach vorn zu drei jederseits des Schwanzes, am Rumpfe zu 4 und 5 . . . . Was aber die Zellen des mittleren Blattes anlangt, welche im Rumpfe die hinteren Seitentheile des Vorderdarmes bedecken, so bilden sie sich nicht zu Muskeln um, weil es keine Muskeln im Rumpfe bei den Ascidienlarven giebt. Diese Zellen, welche Anfangs dicht an einander gedrängt liegen und die Form der sechseckigen Pflasterepithelzellen haben, beginnen auf dem Stadium Fig. 32 [eine bereits ausgebildete Larve mit Mund und beginnender Cloakeneinstülpung]

sich allmählich abzurunden, sondern sich und es treten in denselben große helle Blasen auf. Diese Zellen erfüllen anfangs das hintere Ende des Rumpfes, später aber rücken sie an die Seiten des Darmes bis an das Vorderende der Larve und bilden« schließlich die Blutkörperchen (pag. 119—120).

Aus dieser Darstellung KOWALEWSKY's lässt sich entnehmen, dass das Mesoderm bei *Phallusia mamillata* sich ähnlich wie bei den socialen Ascidien und ähnlich dem gastralen Mesoderm der aggregirten Formen in Rumpf- und Schwanzmesoderm gliedert, sowie dass das Mesoderm des Rumpfes eben so einfach entsteht wie das des Schwanzes und durch Vermehrung und Auflockerung seiner Zellen schließlich in Mesenchym zerfällt. Von etwa vorhandenen Cölomdivertikeln erwähnt KOWALEWSKY nichts, obwohl er sie kurz vorher (1) bei *Amphioxus* entdeckt hatte. Seine Annahme, dass das Mesoderm des Schwanzes einfach durch Umwandlung der lateralen Zellen des gastralen Entoderms entsteht — was auch SEELIGER und VAN BENEDEN & JULIN angeben — stimmt mit meinen Beobachtungen nicht überein, und ich glaube, diese Auffassung beruht auf einer leicht begreiflichen Täuschung, wobei es sich lediglich darum handelt, wie man bei einem typischen Querschnitte des Schwanzes der Larve das Verhältnis der Chorda zum Schwanzdarm auffasst, und wo man dann das Darmlumen zu suchen hat. Im folgenden Capitel werde ich näher hierauf eingehen.

Nach den Untersuchungen von KOWALEWSKY und KUPFFER tritt eine lange Pause in der Erforschung der Embryologie der einfachen Ascidien ein. Erst 1887 veröffentlichte CHABRY eine embryologische Untersuchung über *Ascidiella aspersa*, die viele wichtige, von neuen Gesichtspunkten aus angestellte Beobachtungen enthält.

Das invaginirte Entoderm differenzirt sich nach CHABRY in Chorda, gastrales Entoderm, die seitlichen Mesodermstreifen und das ventrale caudale Mesoderm (Schwanzdarm). In alle diese Anlagen gehen die Entodermzellen selbst ein.

Auf frühen Stadien zerfallen die lateralen Mesodermstreifen in 2 Segmente, ein vorderes und ein hinteres. »Le tronçon antérieur occupe la partie postérieure du tronc en arrière et en dehors du sac branchio-intestinal; par suite de sa croissance il s'étend de plus en plus en avant sur les parties latérales du tronc de la larve . . . Peu de temps après que le rudiment commun du coeur et du pericarde s'est isolé, le segment antérieur du mésoderme se dissocie et la cavité périviscérale se forme par l'apposition d'un liquide plus ou moins

abondant entre les éléments dissociés. Ce segment ne se divise nulle part en deux lames continues l'une splanchnique, l'autre somatique (comme chez les Vertébrés) mais il se désagrège purement et simplement, donnant ainsi naissance à une variété de schizocoele qu'il conviendrait de distinguer par un nom spécial« (pag. 231).

Wenn Chabry auch nirgends Andeutungen von Cölomdivertikeln gefunden hat und die Leibeshöhle als Schizocoel bezeichnet, so glaubt er doch die Ascidien mit van Beneden & Julin von enterocölischen Urformen ableiten zu müssen, indem er annimmt, dass die Cölomdivertikel bei den Ascidien sich solid anlegen. Gegen diese Argumentation lässt sich freilich nichts einwenden, als eben das, dass sie in Anbetracht meiner Erfahrungen an socialen und zusammengesetzten Ascidien überflüssig geworden ist. Wir haben gesehen, dass die solitären Ascidien auch in ihrer Entwicklung primitiver sind, als die beiden anderen Gruppen; wenn man also sämmtliche Ascidien von Vorfahren ableiten wollte, die ein Enterocoel hatten, so müsste man letzteres vor Allem bei den solitären Ascidien, wenn auch in reducirter Form, nachweisen können. Dieser Nachweis ist aber bisher nicht geliefert worden.

Hiernach dürfte die Mesodermentwicklung bei den einfachen Ascidien sich ungezwungen den Verhältnissen bei den übrigen Formen anschließen. Die wesentlichste Differenz, nämlich dass nach Chabry, zum Theil auch nach Kowalewsky die Entodermzellen sich direkt in Mesodermelemente umwandeln, fällt nicht schwer in die Wagschale, wenn man bedenkt, dass die Erforschung der Entstehung des Mesoderms überall zu den schwierigsten Aufgaben der Embryologie gehört. Die Beseitigung der erwähnten Differenz können wir aber nur von Untersuchungen erwarten, welche speciell und von diesem Gesichtspunkte aus auf diese Frage eingehen.

4. Vergleichende Betrachtungen über die Entstehung des Mesoderms bei den Ascidien.

Die Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig scheidet bekanntlich die große Gruppe der Metazoen in 2 Abtheilungen: in Thiere mit 2 und in Thiere mit 4 Keimblättern. Jene sind Pseudocölier, diese Enterocölier. Die Trennung gründet sich auf das verschiedene Verhalten des »mittleren Keimblattes«, indem es bei den Pseudocöliern aus Zellen, welche sich einzeln von den primären

Keimblättern ablösen, bei den Enterocöliern hingegen in Gestalt zweier Ausstülpungen (Cölomdivertikel) aus dem primären Entoderm hervorwächst. Im Sinne der Gebr. Hertwig haben die Pseudocölier keinen »Mesoblast«, sondern nur »Mesenchym«. Die embryonalen Zellen, welche »durch Auswanderung in den von den Keimblättern begrenzten Raum gebildet werden«, sind »Mesenchymkeime« und »das von ihnen gelieferte Gewebe ist das Mesenchym. Es findet sich sowohl bei zwei- als auch bei vierblätterigen Thieren. Von der Keimblattbildung, welche mit der morphologischen Differenzirung des Körpers in Zusammenhang steht, muss die Mesenchymbildung . . . . . scharf unterschieden werden, wenn in die ganze Blättertheorie Klarheit und ein einheitliches Princip gebracht werden soll« (O. Hertwig pag. 114).

Die Cölomtheorie wirkte so außerordentlich fördernd auf die moderne embryologische Forschung ein, dass letztere gar bald auch ihre Mängel entdeckte. Es fehlte ihr gerade das, wonach sie strebte, eben das einheitliche Princip. Thiere, die im natürlichen System weit von einander stehen, gelangten durch die Cölomtheorie in große Nähe, und umgekehrt. Auch in histologischer Beziehung konnte die scharfe Scheidung der Metazoen in Pseudo- und Enterocölier nicht mehr aufrecht erhalten werden.

In jüngster Zeit hat nun Rabl in seiner Schrift »Theorie des Mesoderms« den Versuch gemacht, eine einheitliche Auffassung der Bildung und Entstehung des Mesoderms bei allen Bilaterien durchzuführen. Vom Gesichtspunkte einer monophyletischen Abstammung aller Bilaterien aus, hat er durch seine Arbeit der Embryologie wesentliche Dienste geleistet. Gestützt auf sich selbst und auf zahlreiche andere Forscher, namentlich auf Hatschek, nimmt Rabl an, das Mesoderm der Bilaterien gehe onto- und phylogenetisch aus 2 vom primären Entoderm abstammenden, bilateral-symmetrisch auftretenden Zellen, sogenannten Urmesodermzellen, hervor. Diese primitiven Zustände haben sich nur bei solchen Keimen erhalten, welche aus einer verhältnismäßig geringen Menge von Zellen bestehen. Vermehrt sich hingegen die Zellenzahl der beiden primären Keimblätter, so nimmt auch die Zahl der Mesodermzellen zu. Dies bleibt nicht ohne Einfluss auf die Art des ersten Auftretens des mittleren Keimblattes, und die Abweichungen, welche hierbei entstehen, können wir uns nach 2 Richtungen hin modificirt denken. »Entweder es verlassen die Mesodermzellen schon frühzeitig den epithelialen Verband, sie rücken in die Tiefe und bilden nun, nach der

Einstülpung des Entodermzellenfeldes, eine mittlere, zwischen den primären Blättern liegende Schicht. Oder aber sie bleiben noch längere Zeit im Verbande des Entoderms ihres Mutterbodens, behalten also ihren epithelialen Charakter bei und werden bei der Gastrulation mitsammt dem Entoderm eingestülpt. In einem solchen Falle wird das Mesoderm noch durch einige Zeit Antheil an der Begrenzung des Darmes nehmen, indem es einen Theil seiner Wand bildet. Seine Zellen können dabei dieselbe Form wie die Entodermzellen besitzen und auch in ihren sonstigen Charakteren, wie in ihrer Größe und in ihrem Körnchenreichthum den Entodermzellen gleichen. Die seitliche Symmetrie, welche die Mesodermanlage aller Bilaterien zeigt, wird auch in einem solchen Falle gewahrt bleiben. Die Wand des Urdarmes wird daher an der linken und rechten Seite aus Zellen bestehen, welche ihrer späteren Entwicklung nach als Mesodermzellen bezeichnet werden müssen, an der dorsalen und ventralen Seite dagegen aus Zellen, welche auch nach ihren späteren Schicksalen als echte Entodermzellen erscheinen. Das Mesoderm wird also, so lange es noch nicht zur Abtrennung vom Entoderm gekommen ist, zwei symmetrische Platten bilden, welche sich vom Rande des Blastoporus mehr oder weniger weit bis zum Grunde des Entodermsackes erstrecken. Die Sonderung der beiden Mesodermplatten vom Entoderm wird in einem solchen Falle am einfachsten dadurch bewerkstelligt werden können, dass sich rechts und links eine Falte der Darmwand bildet, deren Rand der Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm entspricht und die allmählich gegen den Blastoporus vorwächst. Es ist dies genau der Process, welchen wir bei *Sagitta* und *Argiope* ablaufen sehen« (1 pag. 205—206).

Hiermit wäre die Mesodermbildung sämmtlicher wirbelloser Bilaterien von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus erklärt. Wie verhält es sich nun damit bei den Wirbelthieren?

Bekanntlich nimmt Rabl mit Balfour und Rückert an, das Mesoderm der Selachier sei zweifachen Ursprunges. Auf der einen Seite steht das gastrale Mesoderm (axiales Mesoderm, Rückert), das aus dem primären Entoderm hervorgeht; auf der anderen das peristomale Mesoderm (peripheres Mesoderm, Rückert), das an der ganzen Peripherie der Keimscheibe seinen Ursprung nimmt. Die Zustände bei den Selachiern wiederholen sich bei den Amnioten, indem das Mesoderm des Kopffortsatzes dem gastralen, dasjenige des Primitivstreifens dem peristomalen entspricht. Wesentlich dieselben Verhältnisse findet Rabl auch bei *Amphioxus*: das gastrale ist hier

zunächst aus 2 lateral verlaufenden Mesodermplatten gebildet, welche dorsal zwischen sich einen schmalen Entodermstreifen fassen. Dieser wird zur Chorda, jene erheben sich als »Mesodermfalten« und gehen in die Bildung des parietalen und visceralen Blattes des Mesoderms ein. Größere Schwierigkeiten bietet das peristomale Mesoderm dar, und zwar hauptsächlich desswegen, weil die von Hatschek entdeckten »Polzellen« des Mesoderms hier nicht an der dorsalen Lippe des Blastoporus liegen, wie auf Grund der Beobachtungen an wirbellosen Thieren zu erwarten wäre, sondern an dem ventralen (hinteren) Rand desselben

Um diesen Widerspruch zu beseitigen, greift Rabl zu einer Hypothese, welche weniger einfach und einleuchtend als seine übrigen Argumente ist. »Wir können uns nun ganz wohl denken, dass diese Polzellen, die bei den Vorfahren des *Amphioxus* gerade so wie bei den Anneliden, Mollusken oder Nematoden am hinteren Urmundrande gelegen sein mussten, indem sie sich fortgesetzt theilten und nach vorn zu neue kleine Tochterzellen lieferten, allmählich vom Hinterrande, der hier nach vollzogener Einstülpung als dorsaler Rand erscheint, abrückten, an die Seite des Urmundrandes gelangten und schließlich bei weiter fortgesetzter Proliferation an den ventralen Urmundrand zu liegen kamen. Wir können uns also vorstellen, dass nach Ablauf dieses Processes jederseits innerhalb des Entoderms der Gastrula ein Mesodermstreifen gelegen war, der am ventralen Blastoporusrande mit einer Polzelle begann, dann — vielleicht als einfache Zellreihe — an der Seite des Blastoporus bis zum dorsalen Rande verlief und sich in die Mesodermplatte der dorsalen Urdarmwand fortsetzte« (pag. 209).

Es ist recht merkwürdig, dass die Gebr. Hertwig und Rabl in ihren Mesodermtheorien die Tunicaten ganz stiefmütterlich behandelt haben, obwohl diese, wie wir sehen werden, namentlich wegen der Ausführungen Rabl's gewiss ein ganz besonderes Interesse beanspruchen dürften.

Angeregt durch die Arbeit von van Beneden & Julin, glaubte ich anfangs die Mesodermentwicklung von *Distaplia* auf den Typus der Enterocölier zurückführen zu müssen (vgl. Davidoff 2). Die weiteren Untersuchungen haben mich eines Anderen belehrt; ich sah, dass hier eine derartige Auffassung nicht im Wesen des Vorganges liegt und daher auch unzulässig ist. Ich hätte allerdings immer noch annehmen können, dass die belangreichen Modificationen im ganzen Aufbau der Keimblätter die Eigenart der Mesodermbil-

dung bei *Distaplia* hervorriefen und dass lediglich daher das Typische des Vorganges verdeckt blieb. Indessen änderte sich meine Auffassung immer mehr, indem ich in der Mesodermbildung bei *Distaplia* einen primitiven Zustand zu erblicken anfing, von dem erst die Entstehung des Mesoderms vermittels der Divertikelbildung abgeleitet werden müsse. Die zur festeren Begründung dieser Auffassung nothwendig gewesene Prüfung der Verhältnisse bei *Clavellina* bekräftigte meine Ansicht. Ich kam ganz davon ab, die Ascidien für Enterocoelier zu halten, glaubte vielmehr, dass sie eine eigene Art der Mesodermbildung besäßen, welche weder in die Kategorie der Enterocölier noch in die der Schizocölier gestellt werden könne.

In den soeben mitgetheilten Ausführungen Rabl's ist indessen der Schlüssel zu einer einheitlichen Auffassung des Mesoderms gegeben, und wir wollen, statt eine besondere Art der Bildung desselben gelten zu lassen, dem Gedankengange Rabl's folgen und die Zustände der Ascidien nach seiner Theorie zu deuten versuchen.

Was zunächst die »Polzellen des Mesoderms« angeht, so finden sie sich in ihrer ursprünglichen Lage und Zahl, etwa so wie sie Rabl selbst bei *Planorbis* (2) gefunden hat, bei den Ascidien nicht. Vielmehr entsteht das Mesoderm aus zahlreichen im Umkreise des Urmundes einen Ring bildenden und dem primären Entoderm (Mesodermgonaden) entstammenden Urmesodermzellen. Man kann annehmen, dass die »Polzellen«, entsprechend der größeren Anzahl der Embryonalzellen, sich vermehrt und demgemäß um den ganzen Blastoporusrand ausgedehnt haben. Nach dem Schluss des Urmundes liegen die Urmesodermzellen (resp. »Polzellen«) in bilateraler Anordnung seitlich von der dorsalen Medianlinie zwischen Chorda, Nervensystem und Darmentoblast. Das aus der Vermehrung der Urmesodermzellen hervorgehende, bei *Distaplia* nur in der pseudembolischen Region des Embryos auftretende, bei den socialen und solitären Ascidien allein vorhandene Mesoderm ist gastrales Mesoderm. Ich kann jetzt hinzufügen, dass ich diesen Ausdruck im Sinne Rabl's gebrauche und die gleichbenannten Bildungen der Ascidien und Wirbelthiere für homolog erachte. Die bei den Ascidien nicht auftretende Segmentirung dieses Mesoderms, sowie die Abwesenheit der Cölomausstülpungen geben, namentlich wenn man bedenkt, dass die letzteren ja auch bei den Wirbelthieren nur selten sind, keine Einwände gegen die erwähnte Homologie ab. Zu Gunsten unserer Annahme sprechen hingegen 1) die Entstehung des erwähnten Mesoderms aus Zellen (Mesodermgonaden), welche sich

später zu Chordazellen und zu Zellen des gastralen Entoderms ausbilden; 2) die Lagebeziehungen des Mesoderms zu den benachbarten Organen (Chorda, Nervensystem, Darm) und 3) seine bilateralsymmetrische Anordnung. In allen diesen Punkten stimmt das gastrale Mesoderm der Ascidien mit dem der Vertebraten überein.

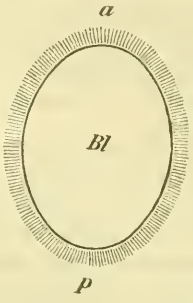
Wenn wir also die erwähnte Homologie für begründet halten müssen, so erhebt sich die weitere Frage nach dem peristomalen Mesoderm. Ist es bei den Ascidien vorhanden oder nicht? Da wir bei ihnen kein anderes Mesoderm, als unser gastrales kennen, so würden wir scheinbar vergebens nach dem peristomalen suchen. Das Problem erscheint indessen in einem ganz anderen Lichte, und das Auffinden des peristomalen Mesoderms gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir uns fragen, ob eine zeitliche, an gewisse Entwicklungsstadien gebundene Aufeinanderfolge der beiden Mesodermarten besteht, d. h. ob das gastrale nicht anfangs als peristomales auftritt, kurz, ob die beiden Arten bei den Ascidien nicht in eine und dieselbe Anlage zusammenfallen. — Diese Frage muss aber unbedingt bejaht werden: die ersten Mesodermzellen entstehen ja noch vor dem Verschluss des Urmundes in dessen Umkreise aus ihren Gonaden, also ist der Complex derselben auf diesem Stadium als peristomales Mesoderm zu bezeichnen. Hieraus folgt, dass das peristomale Mesoderm der Ascidien sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zum gastralen herausbildet, oder dass das gastrale Mesoderm ursprünglich peristomales Mesoderm ist.

Da der Blastoporus der Ascidien sich von vorn nach hinten schließt, so wird beim Übergang des peristomalen Mesoderms in das gastrale zuerst eine Zwischenstufe erreicht, auf welcher vorn bereits gastrales und hinten noch peristomales vorhanden ist.

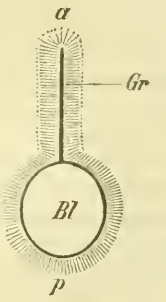
Zur Erläuterung dieser Verhältnisse mögen die beistehenden Schemata dienen. Sie weichen von der Wirklichkeit nur in so fern ab, als sie eine gleichzeitige Entstehung des Mesoderms im ganzen Umkreise des Blastoporus vorführen, was ja bei den Ascidien nicht der Fall ist. Fig. 1 stellt den noch geöffneten Blastoporus dar. Rings um ihn sind die ersten Mesodermzellen aus ihren Gonaden entstanden — peristomales Mesoderm. Die Fig. 2 ist ein späteres Stadium, wo die Lippen des Blastoporus vorn sammt ihrem Mesoderm an einander gerückt sind und eine Gastrularaphe bilden, so dass wir vorn gastrales, hinten peristomales Mesoderm erhalten. In Fig. 3 ist endlich der Verschluss des Gastrulamundes

erfolgt und das ganze peristomale Mesoderm zum gastralen geworden.

Das Schema Fig. 1 lässt sich in so fern nicht auf den *Amphioxus* übertragen, als das vordere Mesoderm bei ihm später, erst nach dem vorderen Verschluss der Blastoporuslippen, also von Anfang an als gastrales zur Entwicklung kommt. Hinten dagegen entwickelt sich um den Blastoporus herum unsegmentirtes Mesoderm, das längere Zeit besteht und als peristomales bezeichnet werden muss (Rabl). Ließen sich aber die Zellen des primären Entoderms, aus welchen sich später die Mesodermzellen bilden, schon vor dem Verschluss des Blastoporus erkennen, documentirten sie sich also bereits dann als Mesodermzellen, so würde auch das Schema 1 für *Amphioxus* seine Gültigkeit beibehalten. Die Schemata 2 und 3 entsprechen aber den Zuständen bei *Amphioxus*, wobei wir uns an der äußersten hinteren Grenze des Blastoporus, symmetrisch an den Seiten der Medianlinie, die bekannten Polzellen des Mesoderms zu denken haben[1].



1.



2.

3.

a = vorn, p = hinten, Bl = Blastoporus, Gr = Gastrularaphe, — = peristomales, —· = gastrales Mesoderm.

Ob die Entwicklungsstufe der Fig. 1 in der Ontogenese der Vertebraten vorkommt, oder ob sie übersprungen wird und das Mesoderm von vorn herein als gastrales und peristomales auftritt (Schema 2), wage ich nicht zu entscheiden. Würden wir den ersteren Fall bejahen, so müssten wir zugleich eine paarige, aus seitlichen Theilen sich zusammenfügende Entstehung der Embryonalanlage annehmen, wofür bei den Wirbelthieren zur Zeit nur verhältnismäßig wenige Angaben zu sprechen scheinen (His, Roux 3). Nimmt man hingegen den 2. Fall an, so kann man sich das Fehlen des Stadiums 1 durch eine Abänderung in der Entwicklung erklären, die im Wesentlichen darin bestehen

[1] Ob diese Zellen auch morphologisch den ihnen von Hatschek gegebenen Namen beanspruchen dürfen, ist für mich sehr zweifelhaft, da sie an einer

würde, dass sich das Mesoderm vorn zwar später, dafür aber auf einmal in großer Zellenzahl anlegen würde[1].

---

ganz anderen Stelle liegen und zur ersten Mesodermbildung wohl gar keine Beziehungen haben. Die erwähnte Hypothese Rabl's, dass sie ursprünglich vorn lagen und durch die Production des Mesoderms allmählich nach hinten gerückt sind, scheint mir zum mindesten gewagt zu sein. Dafür sind in der Entwicklung von *Amphioxus* keine Andeutungen gegeben. So lange das spätere Schicksal dieser Zellen nicht bekannt ist, werden sie für uns räthselhaft bleiben.

[1] Unsere 3 Schemata bieten in der That vielfache Anknüpfungspunkte an die Gastrulation der Wirbelthiere. Gewisse Verhältnisse weisen darauf hin, dass sich das gastrale Mesoderm wenigstens phylogenetisch aus einem Theil des peristomalen differenzirt hat. Wenn auch einstweilen keine zwingenden Thatsachen dafür sprechen, dass die Embryonalanlage der Selachier sich aus paarigen, ursprünglich dem Peristomrand angehörigen Seitentheilen aufbaut, so muss doch der continuirliche Zusammenhang des gastralen und peristomalen Mesoderms am hinteren Rande der Keimscheibe ausdrücklich hervorgehoben werden. Die hintere Gabelung der Chorda nach His würde für eine paarige Entstehung derselben nach Art der Ascidien sprechen, zugleich aber auch darauf hindeuten, dass ein Theil der Peristomränder mit in den Bereich der hinteren Embryonalanlage hineingezogen wird. Die Angaben von His sind aber durch Kastschenko und Rabl (1) nicht bestätigt worden; die Chorda der Selachier wäre also eher als ein unpaares axiales Organ aufzufassen. In Anbetracht dieser Zustände entsteht die Frage, ob die Ascidien selbst in diesem Falle eine phylogenetisch ältere Stufe repräsentiren, da man die paarige Entstehung ihrer Chorda eben so gut als eine verfrühte Anlage dieses Organs, als eine Heterochronie, deuten könnte. Gestützt auf die primitive Natur der Gastrulation bei den Ascidien und *Amphioxus* bekenne ich mich zur gegentheiligen Meinung und glaube, dass den axialen Organen aller Vertebraten phylogenetisch eine paarige Anlage zu Grunde liegt. Ob aber das Stadium **1** in der Ontogenese der Selachier wiederholt wird, kann nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht endgültig entschieden werden.

Über die Amphibien lauten die Angaben noch sehr verschieden, so dass zur Zeit noch nichts Bestimmtes über das Vorkommen oder Fehlen des Stadiums **1** bei ihnen gesagt werden kann. Würden sich die oben pag. 586 ff. angeführten Angaben Roux' bestätigen, so wäre die Übereinstimmung zwischen Amphibien und Ascidien vollkommen. Eben so muss ich auf die Untersuchung von Perényi verweisen, der die Entstehung der Keimblätter der Vertebraten (Amphibien) durch eine Art von Duplication des Blastoderms annimmt, wodurch der Vorgang der Embolie sich zum Theil in Epibolie umgestaltet. In letzter Instanz entsteht bei ihm die Chorda aus einer paarigen Anlage, aus Zellen, welche die Blastoporuswand seitlich begrenzen, von vorn nach hinten zur Vereinigung kommen und schließlich die »intermesodermalen Zellen des Ektoderms« bilden, aus welchen dann die Chorda hervorgeht. Ich verweise namentlich auf Fig. 5, 6, 9 und 10, wo alle diese Verhältnisse in deutlicher Weise zur Anschauung gebracht worden sind. — Das holoblastische Ei der Amphibien (auch der Ganoiden und Petromyzonten) verhält sich in seiner Furchung dem der Ascidien und *Amphioxus* so ähnlich, dass wir am allerehesten bei diesen Vertebraten die

Beim Vergleich der Mesodermbildung der Ascidien mit der von *Amphioxus* ist ferner zu ermitteln, welche der beiden Arten den primitiven Charakter für sich beansprucht. Hinsichtlich der Entstehung des Mesoderms aus Cölomdivertikeln muss ich mich Rabl anschließen, indem ich dieselben für eine abgeleitete Erscheinung halte. Andererseits lässt sich gegen die Annahme, dass das Mesoderm der Ascidien durch fortgesetzte Rückbildung auf die gegenwärtige Stufe gesunken ist, eben nur das einwenden, dass dafür bei ihnen keinerlei Beweise zu finden sind.

Das vielleicht einzig Richtige ist meiner Ansicht nach, die Ascidien und *Amphioxus* von gemeinsamen Vorfahren herzuleiten, welche jedenfalls keine Enterocölier gewesen sind. Die Ascidien schlagen hierbei eine Seitenrichtung ein und verhalten sich zu den Urchordaten so, wie die Selachier zu den Urfischen oder die Teleostier zu den Ganoiden (vgl. den Stammbaum auf pag. 591).

Auf diese Weise ließe sich, wie ich glaube, das Verhältnis zwischen der Entwicklungsweise des Mesoderms bei den Ascidien und *Amphioxus* verstehen. Zu einem Vergleich mit den Wirbelthieren dürften hierbei nur die gemeinsame Ausgangsform der Ascidien und von *Amphioxus* herangezogen werden. Ich nehme an, dass bei den Urchordaten ähnlich wie bei den Ascidien das Mesoderm kurz vor dem Verschluss des Blastoporus als peristomales Mesoderm entstanden ist, worauf letzteres durch die Vereinigung der

---

ungefälschte Wiederholung der 3 gegebenen Stadien der Ascidien zu erwarten haben.

Bei den Amnioten lässt sich das gastrale Mesoderm (Kopffortsatz, Chordaanlage) dadurch auf eine paarige Grundlage zurückführen, dass man annimmt, die Primitivrinne (Urmund) liege ursprünglich (auch ontogenetisch) weiter vorn noch im Bereiche des späteren Kopffortsatzes. In dem Maße nun, wie sie sich vorn schließt und zur Bildung des Kopffortsatzes führt, schließen sich ihrem hinteren Ende neue Partien des Blastoderms an, welche sich aber etwas später zur Primitivrinne entwickeln. Es würde daher die Invagination, durch welche die Primitivrinne entsteht, sich wie ihre Schließung von vorn nach hinten ausbilden. Wäre das der Fall, so würde man kein Stadium antreffen, das die Primitivrinne in ihrem ganzen Umfange zeigte; denn entweder liegt sie vorn und ihr hinteres Stück hat sich noch nicht ausgebildet, oder sie liegt hinten und ihre vordere Partie ist bereits zum Kopffortsatz geworden. Erst wenn ihre Anlage ihren hinteren Endpunkt erreicht hat, wird die Primitivrinne an sich kürzer, indem sie vorn immer mehr in die axiale Embryonalanlage übergeht. — Dafür, dass die Primitivrinne sich in der That schließlich in embryonale Achsenorgane umwandelt, bestehen zahlreiche Angaben, die ich hier nicht anführen will; ich verweise nur unter Anderem auf die kürzlich erschienenen Arbeiten von Schwarz, Bonnet etc.

Blastoporuslippen allmählich nach Art unserer 3 Schemata in gastrales übergeht.

Aus dem hier Mitgetheiltem dürfte hervorgehen, dass die Ableitung der Mesodermverhältnisse der Wirbelthiere etwas anders gedacht werden kann, als es Rabl will. Bei der Vermehrung des embryonalen Zellmaterials hat sich die Zahl der »Polzellen« des Mesoderms entsprechend vermehrt. Sie entstehen aus ihren Gonaden im ganzen Umkreise des Blastoporus und bilden die Anlage eines peristomalen Mesoderms. Durch allmähliches Zusammenrücken der Blastoporuslippen geht dieses zuerst vorn, dann nach und nach auch im Bereiche der ganzen Gastrularaphe in gastrales über. Die Bildung der Cölomdivertikel lässt sich von demselben Vorgange ableiten, und zwar durch die Annahme, dass eine größere Zahl von gleichwerthigen Mesodermzellen zu gleicher Zeit entsteht und das Mesoderm daher auch später und im vorderen Embryonaltheile direct als gastrales auftritt.

Die Verschiedenheiten in der Art der Mesodermbildung zwischen Ascidien und *Amphioxus* führen auch zur Entstehung von 2 morphologisch ganz von einander verschiedenen Leibeshöhlen. Bei *Amphioxus* befindet sie sich von Anfang an zwischen den beiden Grenzblättern des Mesoderms (parietalem und visceralem Blatt); bei den Ascidien liegt sie zwischen den beiden primären Keimblättern (Taf. 21 Fig. 54 und ff.) und muss als secundäres Blastocölom bezeichnet werden. Wäre die Furchungshöhle der Ascidien größer und verschwände sie nicht durch die innige Anlagerung der beiden primären Keimblätter während der Gastrulation (solitäre Ascidien) temporär, so müsste man ihre Leibeshöhle schlechthin als Furchungshöhle bezeichnen.

Die von Kowalewsky (1) 1866 geäußerte Vermuthung, die Furchungshöhle bei *Amphioxus* und den Ascidien gehe in die Leibeshöhle über, hat nach seinen eigenen Untersuchungen für *Amphioxus* keine Bestätigung erfahren, für die Ascidien aber kann sie noch jetzt cum grano salis aufrecht erhalten werden.

Die ursprüngliche Bedeutung der Furchungshöhle war auch jedenfalls, die spätere Leibeshöhle des Thieres zu bilden. Erst durch secundäre Zustände wurde sie durch das zwischen den Grenzblättern des Mesoderms liegende Cölom verdrängt. Hierbei

würden die Ascidien einen primitiveren Charakter aufweisen als *Amphioxus*.

III. Über die Entstehung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis.

1. Bei *Distaplia*.

Chorda und gastrales Entoderm stehen in so inniger Beziehung zu einander, dass wir sie auch in unserer Beschreibung nicht trennen wollen. In den vorigen Capiteln ist beider Gebilde bereits mehrfach gedacht worden, so dass wir uns an dieser Stelle kurz fassen können.

Die Entstehung der Darmhöhle (vgl. oben pag. 562 ff.) führt zu einer Sonderung des primären Entoderms in ein vorderes prägastrales und ein hinteres Stück, das zum Theil der Anlage der Chorda, zum Theil der des Schwanzdarmes angehört. Dies tritt am besten auf Längsschnitten hervor und lässt sich an günstigen Präparaten auch auf Stadien nachweisen, welche unmittelbar vor der Bildung des Darmlumens stehen. Dann lässt sich die Grenzlinie, längs welcher die Darmhöhle entstehen soll, annähernd bestimmen. Sie ist in Taf. 21 Fig. 46 mit *Vd* bezeichnet. Die Zellen dorsal und hinten von ihr, die auch besonders gruppirt sind, gehören zur Anlage der Chorda dorsalis (*Ch*). Letztere wird an ihrem unteren und hinteren Rande von einer Doppelreihe kleinerer Zellen begrenzt, welche später den caudalen Darm bilden (*Cd*). Die Partie vor der erwähnten Grenzlinie enthält große polygonale Zellen, welche sämmtlich in die Bildung des prägastralen Entoderms eingehen und sich später in Mesenchym umwandeln (*Pge*).

Nach der Entstehung des Darmlumens prägen sich alle diese Theile deutlicher aus, und auch das gastrale Entoderm lässt sich bald als besondere Zellschicht von den umgebenden Elementen unterscheiden. In Taf. 21 Fig. 51 ist das Darmlumen soeben entstanden und setzt sich ventral und hinten eine Strecke weit zwischen die Zellen des caudalen Darmes fort, wo es sich gemäß der Lagerung dieser Zellen ebenfalls nach aufwärts krümmt. Dieses Lumen ist niemals bis zum oberen dorsalen Ende des Schwanzdarmes zu verfolgen, endet gewöhnlich frühzeitig, und seine Anlage setzt sich virtuell in die Grenzlinie zwischen den beiden Zellenreihen fort (Fig. 51). Die äußere resp. ventrale Zellenlage des Schwanzdarmes liegt dem Ektoderm dicht an, während die innere oder vordere Lage

den entsprechenden Rand der Chorda begrenzt. Nach oben, dorsal, stoßen die beiden Zellreihen an die hintere Grenze des Medullarrohres (oder der Medullarplatte) an, von dessen Zellen sie sich durch ihre Kerne und die geringere Quantität ihres Ergoplasmas scharf unterscheiden (Taf. 21 Fig. 46, 51; Taf. 24 Fig. 84).

Es ist dies die Stelle, wo bei Thieren mit embolischer Gastrulation (z. B. *Amphioxus*) noch lange Zeit die Öffnung des Blastoporus fortbesteht und sich in einen Canalis neurentericus umwandelt. Bei der abweichenden Gastrulation von *Distaplia* müsste sich ein solcher, wenn er überhaupt entstehen sollte, erst secundär bilden, wofür aber auch keine Beweise erbracht werden konnten.

Auf späteren Stadien (Fig. 54), wo die Schwanzanlage hervorzuknospen beginnt (Taf. 24 Fig. 84 zeigt dies bei stärkerer Vergrößerung), sieht man das Lumen des Schwanzdarmes wie früher nur am Anfange desselben entwickelt. Von einem Canalis neurentericus ist also auch jetzt nichts zu sehen. Die Möglichkeit, dass der abgebildete Schnitt kein rein medialer ist und in Folge davon eine etwaige Communication zwischen Medullarrohr und Darmhöhle übersehen wurde, ist so gut wie ausgeschlossen. Übrigens lassen auch die Nachbarschnitte nichts davon wahrnehmen.

Wenn man Kupffer (3) darin beipflichtet, dass der Canalis neurentericus morphologisch keine andere Bedeutung hat als die eines Rudimentes, so kann man sagen, dass bei *Distaplia* auch dieses Rudiment nicht mehr zur Entwicklung kommt.

Vermöge seines bogenförmigen Verlaufes ist der Schwanzdarm an Querschnitten zum Studium weniger geeignet, und seine Zellen sind auf früheren Stadien von den umgebenden Mesodermzellen nicht zu unterscheiden. Ich will mich desshalb bei Querschnitten aus jüngeren Stadien nicht aufhalten, sondern verweise auf Taf. 20 Fig. 44, wo die großen mittleren Zellen dorsal zur Chordaanlage gehören, ventral Elemente des Schwanzdarmes sind. Eine einigermaßen scharfe Grenze lässt sich zwischen den beiden Gebilden nicht ziehen. Das Gleiche kann von Quer- und Frontalschnitten aus etwas späteren Stadien gesagt werden (Taf. 21 Fig. 48; Taf. 22 Fig. 70). Die Anlage der Chorda hat sich zwar deutlich ausgeprägt und ist von der Schwanzdarmanlage deutlich geschieden, die letztere aber unterscheidet sich wiederum so wenig von dem umgebenden Mesoderm, dass ihre Bestandtheile nicht abgegrenzt werden können.

Erst wenn eine deutliche Schwanzknospe sich herausbildet, ge-

währen die proximalen Querschnitte durch dieselbe instructive Bilder. Auf Taf. 24 Fig. 94—100 sind Schnitte einer Serie abgebildet, wobei die 2 vordersten (94 und 95) noch vor die Anlage der Schwanzknospe fallen. (Die Bauchwand des Embryo ist weggelassen.) Hier ist die Chordaanlage ventral vom einschichtigen gastralen Epithel begrenzt, das sich continuirlich seinen seitlichen Nachbarzellen anschließt. In Fig. 96 bildet sich aber unterhalb der Chorda eine aus 4 Gastralzellen bestehende, ventral offene Rinne, an welcher schon auf dem folgenden Schnitte sich noch mehr Zellen betheiligen. Allmählich wachsen die Seitenränder dieser Rinne ventralwärts vor und gegen einander (Fig. 98) und berühren sich schließlich, wobei das Lumen des Schwanzdarmes ventral von der Vorderdarmhöhle abgeschlossen wird (Fig. 97—99). An Sagittalschnitten kommt diese Rinne nicht zum Ausdruck. Man muss sich aber denken, dass sie ein Stück weit vor dem Anfange des caudalen Darmes beginnt und sich ungefähr da schließt, wo die ventrale Wand desselben noch von Mesenchymzellen des Rumpfes begrenzt wird (Fig. 84 und 99 *oe*). In Fig. 99 besteht der Schwanzdarm aus 8—10 Zellen, welche ein schlitzförmiges Lumen umgeben. Auf dem folgenden Schnitte, wo die Schwanzanlage sich vom Rumpfe abgesondert hat (Fig. 100), finden sich 6 Zellen des Darmes in festerer Fügung und mit kleinem Lumen dazwischen. Die 2 ventralen Zellen liegen nunmehr dem ventralen Ektoderm des Schwanzes an.

Die noch weiter hinten fallenden Schnitte treffen den Schwanzdarm bereits schräg und bieten im Vergleich zu den betrachteten Längsschnitten auch nichts wesentlich Neues dar. Mit dem Schwund seines Lumens vermindert sich allmählich die Zahl seiner Zellen: man trifft zunächst noch 4 Zellen, näher dem Hinterende des Medullarrohres aber sogar nur noch 2, eine rechts, die andere links gelegen.

Die Untersuchung der geschilderten Verhältnisse des Schwanzdarmes ist namentlich auf früheren Stadien nicht leicht, und darin ist auch der Grund zu suchen, dass Maurice & Schulgin diese Bildung bei *Amaroecium* übersehen haben. In seiner 1888 erschienenen, werthvollen Arbeit über *Fragaroides aurantiacum* n. sp. giebt Maurice das Vorhandensein des Schwanzdarmes bei dieser Species an, und wie ich vom Verfasser brieflich erfahre, ist sie identisch mit *A. proliferum*.

Nachdem die Vorderdarmhöhle bei *Distaplia* entstanden ist, vergrößert sie sich sehr rasch und erlangt zur Zeit des Schlusses des

Medullarrohres eine sehr bedeutende Ausdehnung (Taf. 21 Fig. 48—54); hiermit geht die allmähliche Differenzirung der Zellen ihrer Wandung Hand in Hand. Ursprünglich befindet sich die obere dorsale Wand dicht unterhalb des Vorderendes der Nervenplatte. Hier zeigt sich das Darmlumen von Zellen begrenzt, welche zur Bildung des Mesoderms Beziehungen hatten und Derivate der Mesodermgonaden sind (vgl. Fig. 51 und 52 und auch den Querschnitt Taf. 19 Fig. 26 *Mg*). Später dehnt sich die Darmhöhle nach hinten und nach vorn vom vorderen Ende des Medullarrohres aus, wodurch zugleich die Organanlagen des Schwanzes nach hinten, das prägastrale Entoderm nach vorn geschoben werden (Fig. 53 und 54).

Die Zellen der Vorderdarmwandung lassen frühzeitig Verschiedenheiten erkennen, die sich bis in die spätesten Stadien der Embryonalentwicklung, ja bis zum Ausschlüpfen der Larve erhalten. Die dorsale Wand ist stets aus kleineren Zellen zusammengesetzt, welche sich später bedeutend abflachen und oft zu spindelförmigen Gebilden ausziehen (Fig. 54). In der Mediane liegen sie unmittelbar unter den Zellen des Medullarrohres, seitlich werden sie nach oben zum Theil von Mesodermzellen, zum Theil von der Leibeshöhle selbst begrenzt (Taf. 24 Fig. 83, 91—93). Nach hinten stößt diese Schicht an die vordere Grenze der Chordaanlage und biegt daselbst ventral um (Fig. 84, 94 und 95), wobei anfangs ihre Zellen, namentlich auf Längsschnitten, nicht scharf von den Chordazellen geschieden werden können (Taf. 21 Fig. 51—54). Auf Frontalschnitten lässt sich indessen oft schon frühzeitig eine Abgrenzung wahrnehmen, wie z. B. in Fig. 48, wo die hintere Darmwand aus einer Reihe charakteristischer cubischer Zellen gebildet wird. Endlich werden sie wie die Zellen der oberen Wand länglich, und ihre medianen Elemente gehen unter Bildung der beschriebenen Rinne in die Zellen des Schwanzdarmes über (Taf. 24 Fig. 84, 94—100). Seitlich und ventral gestalten sich die Zellen des Vorderdarmes bald zu einer gesonderten freiliegenden Schicht (Taf. 21 und 22 Fig. 54—58). Anfangs sind sie cubisch, dann ziehen sie sich aus und werden annähernd spindelförmig, so dass ihre Reihe wie eine Perlschnur aussieht (Fig. 58). Die Zellen der vorderen Darmwand behalten noch längere Zeit ihren primitiven Charakter und schließen sich hierin auf das engste an die Zellen des prägastralen Entoderms an (Fig. 54). Der Übergang in die ventrale und seitliche Darmwand geschieht auch hier ganz allmählich. Oft erstreckt sich das prägastrale Entoderm weiter ventral und nach vorn, als es in Fig. 54 der Fall ist; dann ist die

hintere Vorderdarmwand schräg von oben und vorn nach unten und hinten gerichtet, so dass man an einem gut orientirten Querschnitt das vordere Ende des Medullarrohres, den Vorderdarm und ventral noch einen Theil des prägastralen Entoderms trifft (Fig. 56—57). Erst nachdem letzteres sich gänzlich in Mesenchymzellen aufgelöst hat, was erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve geschieht, differenziren sich auch die Zellen der vorderen Darmwand und schließen sich in ihrem Verhalten den Zellen der ventralen und seitlichen Wand an.

Die eigenthümliche Entwicklung des Vorderdarms bei *Distaplia* bleibt nicht ohne Einfluss auf das Verhalten der Chordaanlage. Wie wir aus den Längsschnitten (Fig. 51—54) bereits ersehen können, liegt hier der vordere Theil der Chorda niemals oberhalb der dorsalen Vorderdarmwand. Ihre ganze Anlage wird von Anfang an nach hinten gedrängt, so dass sie nur die hintere Wand des Vorderdarmes begrenzt und also von Hause aus über dem caudalen Darm liegt. Früh besteht ihre Anlage aus einem Haufen von großen Zellen, an welchem ich zunächst keine bestimmte Anordnung wahrnehmen konnte (Taf. 21 Fig. 43, 44, 46, 51—54). An Frontalschnitten ließ sich allerdings öfters schon bald eine gewisse Regelmäßigkeit in der Lagerung ihrer Zellen erkennen: sie hat dann die Form einer biconcaven Linse, und die Kerne der Zellen sind dem Mittelpunkte genähert (Fig. 48, 50). An einem mehr dorsalen Frontalschnitte (Fig. 49) sowie auf etwas früheren Stadien ist diese Regelmäßigkeit der Anlage nicht zu finden. Auf Längsschnitten durch spätere Stadien sind die Chordazellen zu 2 Reihen über einander angeordnet, wobei ihre Kerne der inneren Grenzlinie der Zellen genähert sind (Fig. 54). Später erfolgt eine Umordnung dieser Zellen, bei welcher sie sich gegenseitig einkeilen, so dass jede die ihrem kernhaltigen Ende gegenüberliegende Seite der Chorda zu erreichen bestrebt ist (Taf. 24 Fig. 84). Alsdann sind sie an ihrer Basis mächtig verbreitert und enden zugespitzt. Im vorderen Bereiche der Chorda finden sich schon auf diesem Schnitte Zellen, die säulenförmig sind und die ganze Dicke der Chorda durchsetzen, was nach und nach auch die übrigen Zellen thun.

Querschnitte zeigen ebenfalls, dass die Chordaanlage von einem gewissen Stadium ab zweischichtig wird (Taf. 22 Fig. 59—61) und dass der geschilderte Process den Übergang zu einem einschichtigen Gebilde einleitet. Wir treffen demnach auf Querschnitten späterer Stadien vorn nur 1 Chordazelle mit centralem Kerne (Taf. 24 Fig. 94 und

95): weiter hinten, wo die Umordnung noch nicht zum Abschlusse gelangt ist, sind 2 oder 3 Zellen auf dem Schnitte vorhanden. Wenn die Querschnitte also ganz im Einklange mit den Längsschnittbildern stehen, so zeigen sie doch, dass die Chordazellen nicht säulen-, sondern flach scheibenförmig sind. Später erfahren sie alle jene Umordnung, so dass sie im nahezu ausgebildeten Schwanze wie Geldrollen an einander gereiht sind und dann das Bild ergeben, welches schon von anderen Ascidien her allgemein bekannt ist.

2. Bei *Clavellina Rissoana*.

Über die Differenzirung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis der socialen Ascidien haben VAN BENEDEN & JULIN (2) so präcise und getreue Angaben gemacht, dass ich nichts wesentlich Neues hinzuzufügen vermag. Indessen bestehen zwischen *Distaplia* und *Clavellina* in der Anlage dieser Organe ziemlich bedeutende Unterschiede, welche in phylogenetischer Beziehung von hoher Tragweite sind und desshalb ausdrücklich hervorgehoben werden müssen.

Die wichtigste Differenz ist, dass die Chorda von *Clavellina* weit nach vorn reicht und ihre Zellen anfänglich Bestandtheile der Vorderdarmwandung sind (Taf. 23 Fig. 76 ff.). Auf dem Querschnitte sind es meistens 4 oder 5 Zellen, die alle in einer Reihe unmittelbar unter der Nervenplatte stehen und die obere Wand des Darmes bilden. Ihre Kerne liegen in den ventralen Hälften der Zellen und unterscheiden sich in nichts von den Kernen der übrigen Entodermzellen.

Nach VAN BENEDEN & JULIN geht die weitere Entwicklung (Stad. III v. B. & J.) so vor sich, dass die lateralen Zellen ventral gegen einander rücken und zur Vereinigung kommen, wodurch die Chorda zu einem kompakten Zellenhaufen wird. »La série des figures 3*b*, 3*c*, 3*d*, 3*f*, 3*g* montre que la notocorde est en avant une plaque incurvée de façon à constituer une gouttière ouverte dans l'archenteron (fig. 3*c* et 3*d*); plus en arrière elle constitue un cordon plein. Cependant la figure 3*e* permet de reconnaître encore une trace de gouttière. Il semble donc que le cordon plein se forme par incurvation progressive de la plaque notocordale ou, si l'on veut, par l'accolement des faces latérales de la gouttière: la notocorde est donc un tube virtuel. L'étude des stades précédents et subséquents confirme cette manière de voir« (pag. 267).

Trotzdem ich eine deutlich ausgeprägte Chordarinne im vorderen Theile niemals gesehen habe, muss ich mich VAN BENEDEN & JULIN doch anschließen. Für mich besteht die Chorda weit hinten immer noch aus einer einzigen Reihe von Zellen (Taf. 23 Fig. 80), welche sich aber im Schwanze (Fig. 82) zu je 2 Reihen über einander gelagerter Zellen anordnen. Das Bild erweckt in der That die Vorstellung, als ob eine Zusammenschiebung der Zellen stattgefunden hätte. Hierin bietet *Clavellina* eine große Ähnlichkeit mit den Vertebraten und *Amphioxus*.

Auch darin muss ich VAN BENEDEN & JULIN Recht geben, wenn sie sich gegen SEELIGER wenden (pag. 283), dem zufolge die ersten Chordazellen hinter dem Blastoporus entstehen und sich dann später, nach dem Schluss des letzteren, der vorderen Chordaanlage anschließen. In meinen Präparaten fand ich keine Bestätigung der Ansicht SEELIGER's.

In der Beschaffenheit ihres Schwanzdarmes schließt sich *Clavellina* den einfachen Ascidien an. Die Querschnitte (Taf. 23 Fig. 76—82) zeigen, dass die Anzahl der Zellen des gastralen Entoderms von vorn nach hinten abnimmt, während sie bei der Chorda annähernd dieselbe bleibt: so finden sich auf dem Schnitte Fig. 80 nur 5 Zellen des gastralen Entoderms, weiter hinten (Fig. 81 und 82) nur noch 2 Zellen. Das Lumen des Darmes verändert aber seine Lagebeziehungen nicht und befindet sich auch im caudalen Theile des Embryos zwischen der Chorda und den Zellen des gastralen Entoderms. In der Anlage des Schwanzes findet also bei *Clavellina* keine Abgliederung des gastralen Entoderms von der Chorda statt. Jenes hat hier kein selbständiges, allseitig von seinen Zellen umgebenes Lumen. Wir sahen, dass *Distaplia* sich hierin anders verhält.

Aus einem Vergleich beider Formen geht hervor, dass das Lumen des Schwanzdarmes der einen Form der gleichnamigen Bildung der anderen nicht homolog ist.

3. Bei den einfachen Ascidien.

Diese Formen verhalten sich in der Entwicklung der Chorda und des gastralen Entoderms den socialen Ascidien so ähnlich, dass hier keine belangreichen morphologisch wichtigen Unterschiede hervorgehoben werden können. Dass das gastrale Entoderm sich in Gestalt von 2 Zellenreihen in den Schwanz fortsetzt, hat schon KOWALEWSKY gesehen (3 Taf. 11 Fig. 22 und 26) und neuerdings fand CHABRY dies auch bei *Ascidiella aspersa*. An einem Embryo von *Phallusia mamillata*,

bei welchem die Sinnesblase bereits angelegt ist und der Schwanz nahezu die definitive Länge erreicht hat (Taf. 12 Fig. 29), sah Kowalewsky den Zusammenhang der »Darmdrüsenzellen« im Schwanze mit dem Vorderdarm noch bestehen.

Auf dem folgenden Stadium »verschwindet dieser Zusammenhang vollständig und die Zellen des Darmdrüsenblattes, welche im Schwanze liegen, erleiden eine Verwandlung, ... welche in ihrer Sonderung, dem sich Abrunden und der Umwandlung in die künftigen Blutkörperchen besteht« (3 pag. 123).

Wahrscheinlich durch diesen Ausspruch verleitet, kam Chabry zu der Überzeugung, dass die Entodermzellen des Schwanzes überhaupt zum Mesoderm gehörten (vgl. oben pag. 612). Es ist allerdings richtig, dass sie sich später in Mesenchymzellen umwandeln, aber dies geschieht erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve, ja bei *Distaplia* erst beim Beginn der Metamorphose. Dieser Process ist, wie ich glaube, schon zu den Erscheinungen zu rechnen, welche der gänzlichen Reduction des Schwanzes vorangehen und jedenfalls keine Veranlassung dazu geben können, die Zellen des Schwanzdarmes für Mesodermelemente zu halten.

4. Vergleichende Betrachtungen über das gastrale Entoderm und die Chorda dorsalis der Ascidien.

Die Folgerungen aus den mitgetheilten Thatsachen liegen auf der Hand. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Anlage und Entwicklung der Chorda bei *Distaplia* im hohen Maße cenogenetisch umgebildet ist. Da sie sich nur im hinteren, später zum Schwanze werdenden Theile des Embryos anlegt, so hat sie die Bedeutung eines Stützorgans für den Körper der Larve verloren. Hierzu steht die Thatsache in engster Beziehung, dass die Chordazellen bei *Distaplia* niemals Bestandtheile der Darmwandung bilden, vielmehr sich gesondert davon anlegen. Es ist beachtenswerth, dass trotz ihrer abweichenden Anlage die Chorda bei dieser Species dennoch ganz dieselbe Höhe der Ausbildung erreicht wie bei den einfachen und socialen Ascidien. Wenn man die Chorda einer eben ausgeschlüpften *Distaplia*-Larve betrachtet, so ist sie der der anderen Ascidienlarven in allen Punkten so ähnlich, dass man weit davon entfernt ist, bei ihr eine so verschiedene Entwicklung zu vermuthen. Dies ist ein weiteres Beispiel dafür, dass manche Organe, welche im fertigen Zustande einander durchaus gleichen, sich dennoch auf

verschiedenen Wegen ausbilden können. Das palingenetische Moment von *Distaplia* besteht aber darin, dass die Chorda lediglich aus Entodermelementen entsteht, also aus einem Theil des Zellencomplexes, aus welchem das gastrale Entoderm und das Mesoderm ihren Ursprung nehmen.

Interessante Folgerungen ergeben sich bei einer vergleichenden Betrachtung des Schwanzdarmes der Ascidien und von *Amphioxus*.

Ich schließe mich hier vollkommen VAN BENEDEN & JULIN an und will sie hier wörtlich anführen: »Chez l'*Amphioxus* cette seconde portion [die Portion hinter der »vésicule préchordale«, 2 pag. 385—386] du tube alimentaire de le larve, sous-jacente à la chorde dorsale, est délimitée supérieurement, au début, par la notochorde elle-même; mais plus tard la paroi épithéliale du tube digestif se complète: une voûte hypoblastique se constitue sous la chorde dorsale et dès lors ce dernier organe constitue un cordon plein interposé entre le tube médullaire et le canal intestinal. Chez la Clavelline les choses se passent de la même manière sous l'extrémité antérieure de la notochorde; mais dans toute la longueur de la queue, le tube digestif, arrêté dans son développement, ne dépasse jamais le premier stade larvaire de l'*Amphioxus*: jamais la paroi épithéliale du canal alimentaire ne se complète sous la notochorde. Bien plus, la notochorde envahit peu à peu la cavité alimentaire, et toute la portion subchordale de l'enteron, réduite à une simple rangée de cellules épithéliales, incapable de recevoir et de conduire des matières alimentaires, n'est plus qu'un organe rudimentaire appelé d'ailleurs à disparaître bientôt. La comparaison avec la larve de l'*Amphioxus* démontre de la manière la plus évidente le caractère coenogénique de la larve des Ascidiens: par suite de l'arrêt du développement et de l'atrophie progressive de la portion subchordale du tube intestinal, la queue des Ascidiens, homologue à la plus grande partie du tronc de la larve de l'*Amphioxus*, a été réduite à un simple organe de locomotion. De même que chez l'*Amphioxus* et chez les Poissons la portion postanale du tube digestif s'oblitère et se resorbe, de même chez les larves urodèles des Ascidiens toute la portion subchordale du canal alimentaire devient rudimentaire et incapable de fonctionner« (2 pag. 386—387).

Wenn wir von diesem Gesichtspunkte aus, den ich als den allein richtigen bezeichnen muss, den Schwanzdarm von *Distaplia* betrachten, so konstatiren wir, dass er trotz der sonst so abweichenden Entwicklung dieser Ascidie ursprünglichere Zustände zeigt als bei den solitären und socialen Formen. Im vorderen Theil des

Schwanzes besitzt er selbständige Wandungen und ein von der Chorda gesondertes Lumen. Dies ist als atavistisch von den gemeinsamen Vorfahren des *Amphioxus* und der Ascidien her ererbt zu betrachten. Der hintere Körpertheil dieser Ausgangsformen war nicht zu einem bloßen Ruderorgan rückgebildet, sondern war ein Bestandtheil des Rumpfes und enthielt wie dieser einen functionirenden Darmcanal, der am Hinterende des Thieres durch einen After nach außen mündete. Eigenthümlich bleibt es immer, dass gerade bei *Distaplia*, die in ihrer Entwicklung am meisten von den Urformen abweicht, der Schwanzdarm primitivere Verhältnisse darbietet. Dies zeugt, wie ich bei anderer Gelegenheit bereits hervorhob (3), wiederum dafür, dass bei den vielfachen Um- und Rückbildungen einer Form ihre verschiedenen Organe nicht gleichen Schritt halten: die einen gestalten sich derart um, dass sie kaum noch ihre ursprünglichen Verhältnisse erkennen lassen (bei *Distaplia* die Chorda); die anderen hingegen verhalten sich so primitiv, dass sie über die jetzt lebenden Formen hinaus auf Zustände, welche man erst bei den gemeinsamen Vorfahren vorausgesetzt hat, bezogen werden müssen (Schwanzdarm von *Distaplia*). Desshalb halte ich es nicht für richtig, wenn man bei vergleichend-morphologischen Betrachtungen allein von den sogenannten primitiven Formen ausgeht. Wir sehen, dass die obige Hypothese van Beneden & Julin's gerade bei solchen Formen eine festere Begründung fand, wo es am wenigsten zu erwarten war, nämlich bei den so vielfach umgebildeten zusammengesetzten Ascidien.

IV. Über die Entwicklung des Nervensystems.

1. Bei den Ascidien im Allgemeinen.

In der Entwicklung des Nervensystems herrscht im Allgemeinen bei allen Ascidien große Übereinstimmung. Seine ausschließliche Zugehörigkeit zum Ektoderm wurde von Kowalewsky (2) von Anfang an erkannt, und diese seine Angabe fand gleich darauf Bestätigung und Erweiterung in den Arbeiten Kupffer's. Die Annahme Metschnikoff's (1), dass die Zellen der »hufeisenförmigen Anlage« (Chorda) sich an der Entstehung des Nervensystems betheiligen, wurde von den beiden erstgenannten Forschern mit Erfolg zurückgewiesen. Wir werden sehen, dass auch die spätere Angabe Metschnikoff's (2) über die Betheiligung der Entodermelemente am Aufbau des Medullarrohres — die doppelschichtige, aus Ekto-

derm und Entoderm bestehende hintere Blastoporuslippe sollte bei der Schließung der Nervenplatte nach vorn wachsen, also die vordere Blastoporuslippe überwachsen, und ihre Entodermzellen sollten daher die untere Schicht des Daches des Medullarrohres bilden — auf einer Täuschung beruht, welche in der Hauptsache dadurch entstand, dass METSCHNIKOFF lediglich optische Längsschnitte (der KOWALEWSKY-schen 2. Arbeit) in Betracht zog. »Um sich diesen Process am leichtesten zu veranschaulichen, soll man sich einen Menschen vorstellen, welcher mit der Unterlippe seine Nase berühren will; der Raum, welcher dabei zwischen den beiden Lippen sich bildet, wird mit der Höhle der Nervenröhre verglichen werden können« (2 pag. 343). Die Schleimhaut der Unterlippe würde dann dem Entoderm, die Epidermis dem Ektoderm der hinteren Blastoporuslippe entsprechen.

Wenn man die von METSCHNIKOFF angegebene Genese des Nervenrohres annimmt, so wird man auch seinen Folgerungen Recht geben müssen. KOWALEWSKY hat wahrscheinlich selbst die Meinung METSCHNIKOFF's veranlasst, indem er den Schluss der Nervenrinne mit dem Hervorwachsen des Amnions bei einem Hühnerembryo vergleicht (3) und noch hinzufügt, dass er sich also bei den Ascidien wesentlich von demselben Processe bei den Wirbelthieren unterscheide. Dem ist nun, wie schon aus den Angaben von VAN BENEDEN & JULIN folgt, nicht so. Vielmehr kommt das Nervenrohr der Ascidien wesentlich so zu Stande wie auch der Schluss des Gastrulamundes erfolgt: die beiden, sich seitlich von der Medullarrinne erhebenden Medullarwülste erstrecken sich im Bereiche der ganzen Anlage des Nervensystems, und das spätere Rohr geht lediglich aus der medianen Vereinigung dieser Wülste hervor. Nur muss man bei diesem Vergleiche im Auge behalten, dass der Blastoporus sich von vorn nach hinten, die Nervenrinne aber in umgekehrter Richtung schließt. Legt man nun seinen Anschauungen allein reelle oder optische Längsschnitte zu Grunde, wie es METSCHNIKOFF gethan hat, so ist nichts natürlicher, als in den Irrthum zu verfallen, dass das Dach des Medullarrohres einzig und allein durch ein Vorwachsen der hinteren Blastoporuslippe entstehe.

Die Auffassung dieser Vorgänge steht in enger Beziehung zum Zeitpunkte, an welchem sich der Blastoporus schließt, wesshalb darauf mit einigen Worten eingegangen werden soll.

Aus KUPFFER's Beobachtungen an *A. canina* (1) geht sicher hervor, dass der Blastoporus sich zugleich mit der vollständigen Ausbildung der Nervenplatte schließt. Die Medullarwülste erheben

sich also erst nach dem Schluss des Urmundes. Bei Kowalewsky hingegen besteht der Blastoporus, allerdings als ein »feiner Spalt«, noch zur Zeit, wo bereits ein Theil der Medullarrinne sich zum Nervenrohr geschlossen hat (3 Taf. 11 Fig. 16 und 20). Seeliger, der die Entstehung der Chordazellen vor und hinter dem Blastoporus annimmt, giebt demgemäß einen frühen Verschluss des letzteren an, also jedenfalls wenn die Chordaanlage sich in ihrem ganzen Umfange gebildet hat. Der Figur 3 *a* auf Taf. 7 von van Beneden & Julin (2) lässt sich entnehmen, dass er auch bei *Clavellina Rissoana* sich kurz, nachdem das Medullarrohr hinten entstanden ist, schließt. Dies geht auch aus Taf. 2 Fig. 35 von Chabry (*Ascidiella aspersa*) hervor. Diese Angaben beweisen, dass ein Canalis neurentericus, wenn er überhaupt vorhanden ist, nur eine kurze Zeit besteht. Die Annahme Metschnikoff's, der Blastoporus rücke zugleich mit der Bildung des Medullarrohres nach vorn und finde sich schließlich im Neuroporus wieder, entbehrt daher einer festeren Begründung.

Ich kann meinerseits hervorheben, dass bei *Clavellina Rissoana* nach Allem, was ich gesehen habe, es zu einer Bildung eines Canalis neurentericus überhaupt nicht kommt: die vordere Lippe des Blastoporus legt sich, nachdem sie in die Nähe der hinteren Lippe gerückt ist, an dieselbe so eng an, dass man nur kurze Zeit von einer Grenzlinie zwischen den beiden Lippen sprechen kann. Dann ist von Medullarwülsten noch nichts zu sehen. Da wir ferner wissen, dass nervöse Elemente auch an der hinteren Blastoporuslippe schon frühzeitig erscheinen, so darf man sagen, dass die Medullarwülste nicht eher auftreten, als bis die hinter dem Blastoporus auftretenden Nervenzellen mit in die Anlage der Nervenplatte hineingezogen worden sind, was erst nach dem Schlusse des Blastoporus erfolgen kann. Daher kann zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste nicht mehr von Blastoporuslippen die Rede sein; die Urdarmöffnung ist bereits geschlossen, und die ganze dorsale Fläche des Embryos wird von der einheitlichen, nirgends eine Unterbrechung zeigenden Nervenplatte eingenommen.

Mit diesen Erfahrungen an *Clavellina Rissoana* stimmen die Befunde bei *Distaplia* überein: erst nachdem die Pseudogastralgrube verschwunden ist, bildet sich die Nervenplatte in ihrem ganzen Umfange aus, und erst dann beginnt die Erhebung der Medullarwülste.

Wie bereits hervorgehoben wurde, unterscheiden sich die Zellen des Nervenringes frühzeitig von den benachbarten Ektodermelementen. An Carminpräparaten fallen sie durch ihre intensivere Färbung auf,

welche darauf beruht, dass die Assimilation des sich in Carmin nicht färbenden Dotters hier am frühesten beginnt und zu einer Zunahme des Ergoplasmas führt, das eine leichte Rosafärbung annimmt (Taf. 19 Fig. 24—45). Vor und während der Gastrulation besteht der Nervenring aus einer einzigen Reihe von Zellen, welche in Größe und Configuration noch mit den benachbarten Ektodermzellen übereinstimmen. Später aber, noch vor der vollkommenen Ausbildung der Nervenplatte, theilen sich diese Zellen und so entstehen jederseits 2 Reihen von Nervenzellen, so dass auf dem Querschnitte die Nervenplatte sich in der Regel aus 4 Zellen zusammengesetzt zeigt. Gemäß der von vorn nach hinten vor sich gehenden Ausbildung der Nervenplatte sind die vorderen Zellen in ihrer weiteren Differenzirung voran. Sie platten sich etwas ab, werden cubisch und liefern dann die charakteristischen Bilder der Fig. 38, 41 und 42 (Taf. 20). Da sich nun die Medullarwülste zuerst hinten bilden und schließen, so gehen in die Bildung des Medullarrohres anfangs Elemente ein, welche oft noch nicht den späteren Charakter der Nervenzellen erreicht haben (vgl. Fig. 38 und 39 mit 43 und 44). Entstehung und Schluss der Medullarwülste einerseits und Differenzirung der Zellen der Nervenplatte andererseits erfolgen also in umgekehrter Richtung.

Die ersten Anzeichen der Medullarwülste lassen sich auf Stadien wahrnehmen, welche dem Auftreten des Darmlumens unmittelbar vorausgehen. Für die hierher gehörigen Querschnitte verweise ich auf Taf. 20 Fig. 40—45. Die annähernd demselben Stadium entnommenen Längsschnitte sind Taf. 21 Fig. 46 und 47 abgebildet. Aus dem Vergleiche derselben können wir ersehen, dass wenn sich die seitlichen Medullarwülste hinten zu bilden beginnen (Fig. 43—45), auch eine seichte Erhebung des Hinterrandes der Nervenplatte erfolgt (Fig. 46). Dadurch wird die Vorstellung hervorgerufen, dass im ganzen Umkreise des Hinterrandes der Nervenplatte eine hufeisenförmige Erhebung auftritt, deren äußere Wand aus indifferenten Ektodermzellen, die innere hingegen aus nervösen Elementen besteht. Die obere Kante der Medullarwülste wird aber stets von Zellen eingenommen, die durch ihren indifferenten Charakter noch zu den Ektodermzellen s. str. zu rechnen sind. Vorher wird dies nicht so deutlich wie später, wenn die Differenzirung der nervösen Zellen fortgeschritten ist. Dann sieht man vorn die Nervenplatte wie früher aus einer queren Reihe von 4 Zellen zusammengesetzt; diesen schließen sich seitlich je 1 Ektodermzelle an, welche vorn noch seit-

lich von den lateralen Zellen der Nervenplatte liegen (Taf. 22 Fig. 63), weiter hinten aber durch die Erhebung der Medullarwülste allmählich eine dorsale Stellung zu ihnen gewinnen und so über den lateralen Rand der Nervenplatte zu liegen kommen (Fig. 64). Zwei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 65) haben sich die Medullarwülste noch mehr erhoben und sind in Fig. 66 auch schon nahe an einander gerückt. In Fig. 67 endlich ist der Verschluss erfolgt. Diese 3 letzten Figuren zeigen, dass die ursprünglich an der Kante der Medullarwülste gelegenen Ektodermzellen mit in den Bereich des Medullarrohres hineingezogen worden sind, so dass die Wandung des letzteren nicht, wie zu erwarten war, aus 4, sondern aus 6 Zellen besteht. Das Dach des Nervenrohres wird eben durch die erwähnten »Kantenzellen« gebildet, welche auch jetzt noch den histologischen Charakter der Ektodermzellen s. str. bewahrt haben und sich von den übrigen Zellen der Rohrwand wesentlich unterscheiden. Auf dem nächst hinteren Schnitte, Fig. 68, sind sie ebenfalls zu sehen, selbst in Fig. 69 sind noch Andeutungen von ihnen vorhanden. Weiter hinten aber scheint die Betheiligung der Kantenzellen an der Bildung des Medullarrohres nicht mehr stattzufinden, denn letzteres wird immer nur von 4 Zellen gebildet, welche auch nur selten noch ein Lumen zwischen sich erkennen lassen (Taf. 22 Fig. 70, 60, 61). Sehr bald nehmen die »Dachzellen« des Nervenrohres die Beschaffenheit echter Nervenzellen an und sind dann nur ihrer Lage nach von den übrigen Zellen zu unterscheiden.

Hieraus ergiebt sich, dass das Nervensystem sich nicht in seiner ganzen Länge auf gleichmäßige Weise entwickelt: wie wir gleich sehen werden, geht auch an seinem Vorderende noch ein Process vor sich, der ganz abweichender Natur zu sein scheint.

Bei *Distaplia* wird die Nervenplatte lediglich im pseudembolischen Theile des Embryos gebildet, so dass die vordere Grenze des Medullarrohres in der That auch die Grenze zwischen der epibolischen und pseudembolischen Region abgiebt. Demgemäß bildet sich auch das Medullarrohr bis zu diesem Punkte in der oben für seinen vorderen Theil geschilderten Art. Von Interesse ist es nun, dass das Nervensystem an dieser Stelle noch nicht aufhört, sondern sich eine Strecke weit in den epibolischen Theil des Embryos fortsetzt, hier aber in anderer Weise entsteht.

Auf Längsschnitten von Stadien, wo das Medullarrohr vorn bereits geschlossen ist, liegt vor demselben ein Complex großer, rundlicher Zellen, der nach oben von bedeutend kleineren Ektodermzellen

abgegrenzt wird (Taf. 24 Fig. 83). Ich habe lange Zeit geglaubt, hier Elemente des Entoderms vor mir zu haben, welche eigenthümlich groß und in besonderer Anhäufung vorhanden wären, bis mich eine Querschnittserie aus einem der Fig. 83 unmittelbar vorausgehenden Stadium eines Anderen belehrte. Es hat sich herausgestellt, dass nur die die Darmhöhle begrenzenden Elemente des Zellcomplexes dem Entoderm angehören, alle anderen Zellen hingegen dem Ektoderm entstammen und beim Abschluss der Embryogenese sich zu großen, an der Vorderwand der späteren Sinnesblase gelegenen Ganglienzellen umwandeln.

Der vorderste Schnitt dieser Serie (Taf. 24 Fig. 85) fällt ungefähr in das vordere Stück des Längsschnittes der Fig. 83, und zwar dahin, wo die Zellen dieses Complexes bereits 3 Schichten bilden. Auf der linken Seite der Figur können wir noch deutlich die Elemente der 3 Keimblätter unterscheiden. In der Medianlinie hingegen liegt eine große Zelle, deren Zugehörigkeit zum Ektoderm oder Entoderm zunächst noch fraglich bleibt. Auf dem folgenden Schnitte (Fig. 86) sind 2 solche Zellen vorhanden, und die über ihnen liegenden Ektodermzellen erscheinen merklich abgeflacht. Fig. 87, im Wesentlichen gleich der Fig. 86, zeigt aber, dass die rechte große Zelle nach oben keinen vollständigen Abschluss durch Ektodermzellen findet, sondern theilweise selbst die dorsale Oberfläche begrenzt; dies wird auf dem nächsten Schnitt (Fig. 88) noch deutlicher, indem die großen Zellen, die hier 2 Schichten bilden, einer ektodermalen Bekleidung fast vollständig entbehren. Rechts und links von dieser Anlage giebt es aber eigenthümlich kleine Ektodermzellen, deren Lage einerseits auf ihre Abstammung von benachbarten seitlichen Ektodermzellen schließen lässt, andererseits die Vorstellung wachruft, als ob das Ektoderm vermittels ihrer die Anlage des Ganglions zu überbrücken bestrebt wäre. Auf dem folgenden Schnitt (Fig. 89) ist diese Umwachsung von rechts her bereits geschehen, von links hingegen noch nicht. Auch zeigt sich hier eine flache Rinne, die weiter hinten (Fig. 90) an Tiefe zunimmt und uns an Verhältnisse erinnert, welche auch sonst beim Schlusse der Medullarwülste obwalten.

Eine wesentliche Eigenthümlichkeit der Zellen dieser Ganglionanlage besteht in ihrer auffallenden Größe und in ihrem noch ganz unverbrauchten Gehalt an Dotter. Ihre Kerne liegen in den oberflächlichen Zellen meist ganz dorsal und wandständig, und da, wo die Rinne begonnen hat, der Wandung der letzteren dicht an.

Das Ergoplasma sammelt sich um die Kerne in größerer Menge an und strahlt nach der äußeren, der Rinne abgekehrten Peripherie der Zelle aus (Fig. 90). Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 91) ist das Medullarrohr geschlossen, zeigt aber Dinge, welche sich weiter hinten nicht mehr vorfinden. Es ist aus einer größeren Anzahl von Zellen zusammengesetzt, und die Zelle lateral rechts schließt sich in ihrer Beschaffenheit noch den großen Zellen der Ganglionanlage an. Nur ihr kernhaltiger Theil trägt zur Begrenzung des Centralcanales bei, während der Rest den ganzen Raum zwischen Ekto- und Entoderm einnimmt und mit großen Dotterkörpern gefüllt ist. Die ektodermale Decke des Medullarrohres erscheint auch hier noch aus merklich kleineren und abgeflachten Zellen zusammengesetzt (was mehr hinten nach und nach unkenntlich wird) und über dem Medullarrohr liegen schließlich Zellen, welche von den benachbarten Ektodermzellen sich in nichts unterscheiden. Auch das Medullarrohr selbst gewinnt in Fig. 92 und 93 allmählich die gewöhnliche Beschaffenheit; in Fig. 93 besteht es wie an früher betrachteten Abbildungen aus 6 Zellen und lässt noch deutlich die bekannten 2 Dachzellen wahrnehmen.

Die Rinne in dem hinteren Abschnitt der Ganglionanlage verschwindet später (Taf. 22 Fig. 56): die Zellen legen sich an einander und bilden einen soliden Haufen, der sich später längs der Vorderwand der Sinnesblase (Gehirnblase, Kowalewsky) sichelförmig ausdehnt.

Die Betrachtung etwas jüngerer Stadien lehrt, dass die in die Ganglionanlage eingehenden Ektodermzellen von Anfang an durch ihre Größe auffallen (Taf. 21 Fig. 52 und 53) und dass schon früher die Überwachsung eingeleitet wird (Taf. 22 Fig. 62).

Auf Längsschnitten lassen sich die bisher an Querschnitten untersuchten Verhältnisse nicht in ihrem ganzen Umfange wahrnehmen. An gut orientirten Medianschnitten ist indessen die obere und untere Wand des Medullarrohres in ihrem hinteren Theile, da wo sie keinen Zuwachs an ektodermalen Elementen erhält, aus annähernd gleich großen Zellen gebildet (Taf. 21 Fig. 54). Weiter vorn besteht die dorsale Wand aus merklich kleineren Zellen, in welchen man die Dachzellen der Querschnitte wiedererkennt. Die Ganglionanlage ist in Fig. 54 deutlich zu sehen und wird von Ektodermzellen bedeckt, welche sich durch ihre abgeplattete Form von den übrigen scharf absetzen. Auf früheren Stadien ist die Stelle, an welcher die Ganglionanlage sich bilden soll, durch besonders große Zellen charakterisirt. (In Fig. 52 ist eine solche Zelle in

Theilung begriffen; in Fig. 53 wird die Anlage dreischichtig; vgl. auch Taf. 24 Fig. 83.)

Der Verschluss des Neuroporus geht aber nicht derart von statten, dass die Naht eine vor der Ganglionanlage liegende senkrechte Linie bildet; die Fig. 83 zeigt deutlich, dass die Ganglionanlage durch die obere Wand des Medullarrohres und das ihr zugehörige Ektoderm überbrückt wird und dass ein Theil der Zellen ihres Ektodermbeleges so in den Bereich der Sinnesblase hineingezogen wird. Die Sinnesblase hat in Fig. 83 vorn noch keinen vollkommenen Abschluss durch solche Zellen erhalten, welche den übrigen Zellen ihrer Wandung gleichen, sondern stößt noch unmittelbar an eine Zelle der Ganglionanlage. In Fig. 54 (Taf. 21) ist hingegen dieser Abschluss erfolgt; er muss demnach wohl durch die vorderen Zellen des Ektodermbeleges der Ganglionanlage bewerkstelligt werden, der also theilweise zur vorderen Begrenzung der Sinnesblase verwendet wird (Taf. 24 Fig. 83 *Dga*). Schematisch kann man sich dies so vorstellen, dass der Wulst der Ganglionanlage sammt ihrem Ektodermbeleg noch vor dem Schluss des Neuroporus nach hinten eine abschüssige, sich in den Boden des Medullarrohres continuirlich fortsetzende Fläche bildet. Beim Wachsthum des Daches des Medullarrohres kommt der vordere Rand des letzteren auf die Ganglionanlage zu liegen, wobei die vorderen Elemente des Ektodermbeleges zur vorderen Wand der späteren Sinnesblase werden.

Die Entstehung des Medullarrohres bei *Distaplia* ist also nicht so einfach wie man es hätte erwarten können. Wir müssen drei Abschnitte unterscheiden, von welchen zwei in die pseudembolische Region fallen, der 3. der epibolischen Region angehört. Die Unterschiede zwischen den beiden ersteren bestehen darin, dass hinten, im Bereich des zukünftigen Schwanzes lediglich Elemente der Nervenplatte in die Bildung des Medullarrohres eingehen, vorn hingegen ektodermale Zellen s. str. herangezogen werden, welche die Dachzellen des Medullarrohres bilden, sich aber erst viel später zu Nervenzellen differenziren. — Vom epibolischen Abschnitt des Embryos erhält das Medullarrohr einen Zuwachs an Material, der die vordere Wand der späteren Sinnesblase bildet (Ganglionanlage) und in seiner Entwicklung von dem gewöhnlichen Modus abweicht: durch Vermehrung der Ektodermzellen wird hier

eine ein- bis zweischichtige Anlage geschaffen, welche von den Seiten her durch Ektodermzellen überwachsen wird. Nur hinten schließt sich die Ganglionanlage genetisch an das Medullarrohr der pseudembolischen Region an, indem auch hier eine sich allerdings später schließende Rinne (Medullarrinne) gebildet wird. Die Entwicklung der Ganglionanlage beansprucht desswegen ein größeres Interesse, weil sie sich wesentlich auf eine Epibolie zurückführen lässt, also demjenigen Processe entspricht, welcher der ganzen Entwicklung des epibolischen Abschnittes des Embryos zu Grunde liegt.

Ob bei den einfachen und socialen Ascidien ähnliche Verhältnisse zu finden sind, müssen weitere Untersuchungen lehren. Aus meinen eigenen Abbildungen von *Clavellina* (Taf. 23 Fig. 80) und aus denen VAN BENEDEN & JULIN's (2 Taf. 8 Fig. 3*g*) lässt sich entnehmen, dass der vordere Theil des Nervenrohres in der That unter Betheiligung von Ektodermzellen s. str. entsteht, da er auf Querschnitten auch hier aus 6 Zellen besteht und deutlich 2 kleinere Dachzellen unterscheiden lässt. Vor dem Verschluss der Medullarrinne bilden die letzteren auch hier die Kante der Medullarwülste (vgl. meine Fig. 79 und v. B. & J. Fig. 3*f*).

Im Bereiche des späteren Schwanzes finde ich das Medullarrohr bei *Clavellina* zuerst aus 5, weiter hinten sogar nur aus 3 Zellen zusammengesetzt (Fig. 82). VAN BENEDEN & JULIN bilden aber auch weit hinten 4 Zellen ab (Fig. 4*c—d*, 5*e—f*). Bei *Phallusia mamillata* scheint der Querschnitt des Medullarrohres auch im Schwanztheile aus einer größeren Anzahl von Zellen gebildet zu werden, womit auch die Zusammensetzung der Nervenplatte aus zahlreicheren Elementen in Einklang stehen würde (vgl. KOWALEWSKY 3 Taf. 11 Fig. 17, 22, 26).

Ich muss ausdrücklich betonen, dass ich VAN BENEDEN & JULIN vollkommen Recht gebe, wenn sie sich gegen SEELIGER wenden, der das Medullarrohr bei den Ascidien sich ähnlich bilden lässt wie bei *Amphioxus*. Bei letzterem wird die Medullarrinne bekanntlich zuerst von Ektodermzellen überbrückt, erst dann kommen die Medullarwülste median zur Vereinigung. Es ist ja möglich, dass SEELIGER dadurch zu seiner Anschauung geführt wurde, dass er das Dach des Medullarrohres von Ektodermelementen constituirt sah. Er erkannte aber nicht, dass diese Zellen einen bleibenden Bestandtheil des Nervensystems bilden und sich nach und nach in Nervenzellen umwandeln.

Die beschriebene eigenartige Bildung eines vorderen Ganglions bei *Distaplia* scheint bei den übrigen Ascidien kein Analogon zu finden, was damit harmonirt, dass der Entstehungsort dieses Gebildes der epibolische Abschnitt ist, der ja eine für die aggregirten Ascidien specifische Bildung ist.

In den folgenden Abschnitten unserer Arbeit werden wir bei der speciellen Betrachtung des Nervensystems noch auf alle diese Punkte zurückzukommen haben.

Hinsichtlich der Angaben von Maurice & Schulgin über *Amaroecium* muss ich mein Urtheil vorerst beschränken. Nach ihnen erfolgt der Schluss der Medullarwülste von vorn nach hinten und liegt das Nervensystem außerdem noch auf derselben Seite der Larve wie der Endostyl (Taf. 10 Fig. 20 ihrer Arbeit).

Nach Ganin (2) entwickelt sich das Nervensystem bei *Botryllus* aus einer anfangs soliden Anlage.

2. Vergleichende Bemerkungen über das Nervensystem der Ascidien.

Aus den obigen Erfahrungen geht hervor, dass das Nervensystem der Ascidien sehr frühzeitig im ganzen Umkreise des Blastoporus entsteht. Wie bei *Amphioxus* schreitet zwar die Erhebung der Medullarwülste und ihr Verschluss zum Rohre von hinten nach vorn fort, aber bei den Ascidien nicht unter den Verhältnissen, welche bei jenem obwalten, sondern in engster Beziehung zu dem Modus bei den Wirbelthieren. Beide, *Amphioxus* und die Ascidien, nehmen dadurch eine besondere Stellung zu den Vertebraten ein, dass die Medullarplatte der letzteren sich von vorn nach hinten, die der ersteren in umgekehrter Richtung schließt.

Versuchen wir die Frage zu beantworten, durch welche Umstände diese Differenz mit den Wirbelthieren hervorgerufen werden konnte. Die Medullarwülste der Ascidien entstehen erst nach dem Verschluss des Blastoporus, oder doch erst kurz vorher. Denken wir uns aber, die Anlage der Medullarwülste trete früher auf als bei den Ascidien, schon lange vor dem Verschluss des Blastoporus, so würde sie in diesem Falle zuerst nur vorn entstehen können, also da, wo die Blastoporuslippen sich zuerst an einander gelegt haben und wo auch eine Nervenplatte zuerst zur Ausbildung kommt. Wir würden dann vorn bereits die Medullarwülste haben, hinten aber noch den weit offenen Rest des Blastoporus. Dies ist

ein Zustand, der bei allen Wirbelthieren zu finden ist, am prägnantesten bei den Sauropsiden, wo zu gleicher Zeit vorn die Medullarwülste, hinten die Primitivrinne existiren.

Es kann vorerst noch nicht entschieden werden, ob die Zustände bei den Ascidien oder bei den Wirbelthieren in dieser Frage den primären Charakter für sich beanspruchen dürfen, d. h. ob die Anlage der Medullarwülste der Ascidien eine verspätete oder jene der Wirbelthiere eine verfrühte ist. Obwohl ich mich mehr zur letzteren Annahme hinneige, kann ich nicht verschweigen, dass manche Thatsachen auch gegen dieselbe zu sprechen scheinen und für Ascidien und *Amphioxus* einen secundären Zustand ergeben.

Das wichtigste Argument besteht darin, dass der Blastoporus (oder der Rest desselben) bei gewissen niederen Wirbelthieren von den Medullarwülsten nicht umwachsen wird, sondern als After dauernd bestehen bleibt (z. B. bei *Petromyzon* und *Salamandra maculosa*). Fasst man mit Kupffer (3) diesen Zustand als primär auf, von welchem erst jener abzuleiten ist, wo der Blastoporus sich in einen Canalis neurentericus verwandelt und so seine ursprüngliche Bedeutung als After verliert — so erscheinen die Befunde bei den Ascidien und *Amphioxus* als cenogenetische: der Blastoporus wird bei ihnen von Anfang an in seiner ganzen Circumferenz von Nervenzellen umgeben! Die Ansicht Kupffer's steht auch im vollen Einklange mit den sich an die Gasträatheorie anschließenden Betrachtungen Bütschli's, nach welchen der Blastoporus auch morphologisch dem Mund und After der Metazoen homolog ist (2). So weit würden die Sachen mit einander harmoniren. Nun fragt es sich aber, ob bei den Urchordaten (vgl. pag. 591) der Blastoporus resp. sein hinterer Rest als After persistirt, oder ob er sich schon hier wie bei *Amphioxus* in einen Canalis neurentericus umgewandelt oder gar wie bei den Ascidien frühzeitig geschlossen hat. Nähmen wir die beiden letzteren Fälle an, so würden dann die Befunde bei *Petromyzon* und *Sal. maculosa* als secundäre Erscheinungen aufgefasst werden müssen.

V. Über die Abgliederung der Schwanzanlage vom Rumpfe.

Zum Schlusse möchte ich mit einigen Worten auf die Abgliederung der Schwanzanlage vom Rumpfe des Embryos bei *Distaplia* eingehen. Von Anfang an liegen, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, alle Schwanzorgane im Hintertheil des embryonalen Rumpfes. Erst wenn Nervensystem, Chorda, caudales Entoderm und Mesoderm sich völlig

angelegt haben, fängt die Schwanzanlage nach hinten hervorzuragen an (Taf. 21 Fig. 54. Taf. 24 Fig. 84). An Querschnitten aus solchen Stadien kann man wahrnehmen, dass der Process, durch welchen die Schwanzanlage zur Sonderung kommt, weit vorn am vordersten Ende der Chorda dorsalis beginnt (Fig. 84). Hier senkt sich das Ektoderm in Gestalt zweier zu den Seiten des Medullarrohres liegenden, vorn noch ganz flachen Einstülpungen ein (Taf. 24 Fig. 94). Je mehr wir nach hinten schreiten (Fig. 95—99), um so tiefer werden diese, bis sie auf dem Schnitte Fig. 100 den Schwanzdarm von unten her umgreifen, zur Vereinigung kommen und dadurch die Schwanzanlage vom Rumpfe abgliedern. Ihr ferneres Wachsthum besteht lediglich in einer Vermehrung ihrer Elemente, verbunden mit der beschriebenen Umordnung der Chordazellen (vgl. oben pag. 627). Die massive Anlage zieht sich in die Länge und schlägt sehr bald eine ventrale Richtung ein (Taf. 21 Fig. 54).

Possenhofen am Starnberger See, im Juli 1890.

Litteraturverzeichnis.

Balfour, F., A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.

Beneden, Éd. van, Existe-t-il un Coelome chez les Ascidies? in: Z. Anzeiger 4. Jahrg. 1881.

Beneden, Éd. van, & Charles Julin, **1.**, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 7. 1884.

—— **2.** Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6. 1884.

Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. 2. Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Bildung der Extremitätenstummeln. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1889.

Bütschli, O., **1.** Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. in: Zeit. Wiss. Z. 26. Bd. 1875.

—— **2.** Bemerkungen zur Gasträatheorie. in: Morph. Jahrb. 9. Bd. 1884.

—— **3.** Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. in: Zeit. Wiss. Z. 29. Bd. 1877.

Chabry, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. in: Journ. Anat. Phys. Paris Tome 23. 1887.

Davidoff, M. von, **1.** Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 1. Abschnitt. Die Reifung des Eies. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1889.

—— **2.** Über die erste Entwicklung bei *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. in: Anat. Anzeiger 2. Jahrg. 1887.

—— **3.** Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. 3. Theil. *Ceratodus.* in: Morph. Jahrb. 9. Bd. 1884.

Della Valle, A., Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. in: Mem. Accad. Lincei Vol. 10. 1881.

Fol, H., Die erste Entwicklung des Geryonideneies. in: Jena. Zeit. Naturw 7. Bd. 1873.

Ganin, M., **1.** Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Mitth. Univ. Warschau. 1870. (Russisch.)

—— **2.** Autoreferat über dasselbe. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1871.

Giard, A., Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. in: Arch. Z. Expér. Tome 1. 1872.

Haeckel, Ernst, Die Gasträatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreiches und die Homologie der Keimblätter. in: Jena. Zeit. Naturw. 8. Bd. 1874.

Hatschek, B., **1.** Studien über die Entwicklung des *Amphioxus.* in: Arb. Z. Inst. Wien 4. Bd. 1881.

—— **2.** Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo.* ibid. 3. Bd. 1880.

—— **3.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 74. Bd. 1876.

Hertwig, Oscar, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1886.

Hertwig, Oscar & Richard Hertwig, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. in: Jena. Zeit. Naturw. 15. Bd. 1882.

His, W., Über die Bildung von Haifischembryonen. in: Zeit. Anat. Entwickl. 2. Bd. 1876.

Houssay, F., & E. Bataillon, Formation de la gastrula, du mésoblaste et de la chorde dorsale chez l'Axolotl. in: Compt. Rend. Tome 106. 1888.

Kastschenko, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Vorläufige Mittheilung. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888.

Kowalewsky, A. O., **1.** Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus.* in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 11. 1867.

—— **2.** Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. ibid. (7) Tome 10. 1866.

—— **3.** Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.

—— **4.** Untersuchungen über die Entwicklung der Cölenteraten. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Anthr. Ethn. Moskau 1873. (Russisch). Auszug in: Jahr. Ber. Anat. Phys. Hoffmann und Schwalbe. 1873.

Kupffer, C., **1.** Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. in: Arch. Mikr. Anat. 6. Bd. 1870.

—— **2.** Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. ibid. 8. Bd. 1872.

—— **3.** Über den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München 3. Bd. 1887.

Krohn, A., Über die Entwicklung der Ascidien. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1852.

Lacaze Duthiers, H., Les Ascidies simples des côtes de France. in: Arch. Z. Expér. Vol. 3. 1874.

Maurice, Ch., Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.). in: Arch. Biol. Tome 8. 1888.

Maurice, Ch., & Schulgin, Embryologie de l'*Amaroecium proliferum*. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 17. 1884.

Metschnikoff, Elias, **1.** Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. 8. Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 13. 1868.

—— **2.** Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 22. Bd. 1872.

—— **3.** Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen. ibid. 37. Bd. 1882.

—— **4.** Über die Entwicklung einiger Coelenteraten. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 15. 1870.

Milne Edwards, H., Observations sur les Ascidies des côtes de la Manche. in: Mém. Acad. Sc. Paris Tome 18. 1841.

Perényi, Josef, Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda in neuer Beleuchtung. in: Anat. Anzeiger 4. Jahrg. 1889.

Rabl, C., **1.** Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889.

—— **2.** Über die Entwicklung der Tellerschnecke. ibid. 5. Bd. 1879.

Roux, W., **1.** O. Schultze, Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. in: Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887.

—— **2.** Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 4. Die Richtungsbestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakernes. in: Arch. Mikr. Anat. 29. Bd. 1887.

—— **3.** Über die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888.

Rückert, J., **1.** Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.

—— **2.** Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. in: Anat. Anzeiger 4. Jahrg. 1889.

Schultze, O., **1.** Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. in: Festschrift Kölliker. Leipzig 1887.

—— **2.** Über die Entwicklung der Medullarplatte des Frosches. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg. (2) 23. Bd. 1889.

Schwarz, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. in: Zeit. Wiss. Z. 48. Bd. 1889.

Schwinck, F., Über die Gastrula der Amphibien. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München 3. Bd. 1887.

Seeliger, Oswald, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. 18—24.

Alle Figuren sind so orientirt, dass das Hinterende nach rechts, das Vorderende nach links, die dorsale Fläche nach oben, die ventrale nach unten, und bei Querschnitten die linke Seite nach links, die rechte nach rechts gekehrt sind. Bei Querschnittserien trägt die Abbildung des vordersten Schnittes stets die kleinste Nummer, die übrigen folgen der Reihe nach.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

a	vorn.
Aov	Abortiveier (Testazellen).
Bl	Blastoporus.
Bll	Blastoporuslippen.
Cd	caudaler Darm.
Ch	Chorda dorsalis.
Ck	Centralcanal des Medullarrohres.
Cmes	caudales Mesoderm.
d	dorsal.
Dga	ektodermale Deckzellen der Ganglionanlage.
Dk	Dotterkörper.
Dz	Dachzellen des Medullarrohres.
Ek	Ektoderm.
En	Entoderm.
Enp	Entodermplatte.
Ep	Ergoplasma.
Epb	epibolische Region des Embryos.
F	Furchungshöhle.
Flk	Follikelepithel.
Ga	Ganglionanlage am vorderen Ende des Medullarrohres.
Ge	gastrales Entoderm.
Gm	gastrales Mesoderm.
Kmdw	Kantenzellen des Medullarwulstes.
Kmes	Körpermesenchym.
L	Leibeshöhle.
Mch	Mesenchym.
Mdr	Medullarrinne.
Mdw	Medullarwülste.
Mes	Mesoderm.
Mg	Mesodermgonaden (Mutterzellen der Urmesodermzellen).
Mr	Medullarrohr.
Mz	eine Mesenchymzelle.
Np	Nervenplatte.
Npr	Neuroporus.
Nr	Nervenring.
Nz	Nervenzelle.
p	hinten.
Pe	pseudembolische Region des Embryos.
Pg	Pseudogastralgrube.
Pge	prägastrales Entoderm.
Pgm	prägastrales Mesoderm.
Sk	Schwanzknospe.
Sm	somatisches Mesoderm.
v	ventral.
Vd	Vorderdarm.

Tafel 18.

Distaplia. Vergr. 142.

Fig. 1. Ein befruchtetes Ei mit Furchungskern. Schnittpräparat (vgl. Fig. 32 33 und 35 des 1. Theiles, sowie pag. 534 Anm. 1 dieses Theiles). *Eh* = Eihaut (Text pag. 535 ff.).

- 2. Stadium der Zweitheilung. Optischer Schnitt. Die Verhältnisse des Kernes und das Ergoplasma nach einem Schnittpräparat ergänzt (Text pag. 535).
- 3. Viertheilungsstadium. Schnittpräparat. Der Schnitt geht durch die Region der Kerne, also durch die animale (ventrale) Hälfte des Keimes. Die den letzteren umgebenden Abortiveier und die folliculäre Hülle sind wie in den folgenden Figuren (4—11) weggelassen (Text pag. 537)

Fig. 4. Achttheilungsstadium. Totopräparat, von der vorderen oder hinteren Seite des Keimes aus gesehen. Dorsal die 4 großen Entodermzellen; ventral die 4 kleineren Ektodermzellen (Text pag. 539).

- 5. Ein etwas späteres Stadium als in Fig. 4. Die Entodermzellen haben sich seit dem Achtzellstadium noch nicht vermehrt, während die Ektodermzellen bereits die entodermale Hälfte des Keimes zu umwachsen bestrebt sind. Ob der Schnitt ein Längs- oder ein Querschnitt ist, lässt sich nicht bestimmen; er ist nach einem Totopräparat entworfen und nach einem Schnittpräparat ergänzt (Text pag. 543).
- 6. Ein Querschnitt annähernd desselben Stadiums wie Fig. 7, ungefähr aus der Mitte des Embryos (vgl. Fig. 7).
- 7. Ein Stadium der Plakula. Optischer Längsschnitt, nach einem realen Längsschnitte ergänzt (Text p. 544 ff.).
- 8 und 9. Quer- und Längsschnitt eines und desselben Stadiums, das nur wenig älter ist, als das Stadium der Fig. 6 und 7 (Text pag. 545).
- 10. Querschnitt eines Stadiums, bei welchem die in dorso-ventraler Richtung vor sich gehende Theilung der Entodermzellen bereits erfolgt ist. Die dorsalen Zellen (»Entodermplatte«) liegen noch genau über ihren Mutterzellen (Text pag. 550 ff.).
  de = dorsale Entodermzellen (Entodermplatte).
  ve = ventrale Entodermzellen.
- 11. Längsschnitt eines etwas späteren Stadiums als Fig. 10. Die dorsalen Zellen des Entoderms (Entodermplatte) haben sich verschoben, so dass sie jetzt mit ihren Mutterzellen, den ventralen Entodermzellen alterniren. *de* und *ve* wie vorher (Text pag. 550).
- 12. Älteres Stadium als das von Fig. 11. Längsschnitt. Die dorsale Oberfläche des Embryos hat sich abgeflacht und bildet nun eine ausgebildete Entodermplatte *de* (Text pag. 551).

Tafel 19.

Distaplia. Vergr. 142.

- 13—24. Diese Figuren gehören einer und derselben Querschnittserie an. Die Dicke der Schnitte beträgt 20 μ. Das Stadium ist etwas älter als das der Fig. 12. Dotterkörper, Abortiveier und folliculäre Hülle weggelassen.

  Der vorderste Schnitt Fig. 13 ist der 7. der Serie und fällt noch in den Bereich der epibolischen Partie des Embryos. Fig. 14 (der 9. Schnitt) unmittelbar am vorderen Ende der pseudembolischen Region. Die Fig. 15—24 entsprechen den Schnitten 10—19 der Serie.

  In Fig. 23 trifft der Schnitt die hinteren Nervenzellen (vgl. Fig. 12 *Nz*), die hier bereits eine quere Reihe von 4 Zellen bilden. Die Entodermplatte, welche auf dem Schnitt Fig. 14 erscheint, erfährt in Fig. 19 eine Einsenkung, die später (vgl. Fig. 28—30) tiefer wird und zur Bildung der Pseudogastralgrube (Gastruladarm) führt. An den Schnitten Fig. 14—18 treten lateral die kleinen Mesodermzellen hervor, während diese hinten fehlen und nur potentiell durch ihre Gonaden repräsentirt sind (Fig. 19—22). (Text pag. 551 ff. und 593 ff.)

Tafel 19 und 20.

Fig. 25—32. *Distaplia.* Vergr. 142. Aus einer Serie von 15 μ dicken Querschnitten. Dotter, Abortiveier und Follikelhülle wie vorher weggelassen. Älteres Stadium als das der vorigen Serie. Fig. 25 ist der 9. Schnitt und gehört der epibolischen Embryonalregion an, befindet sich also noch weit vorn. Fig. 26 (der 15. Schnitt) trifft das vordere Ende der pseudembolischen Region, zeigt eine ausgebildete Nervenplatte (*Np*) und 2 bilaterale Mesodermstreifen. Fig. 27 (der 17. Schnitt) zeigt das vordere Ende der Pseudogastralgrube *Pg*. Fig. 28 ist der 18. Schnitt, Fig. 29 der 20., Fig. 30 der 23., Fig. 31 der 25. und Fig. 32 der 27. Bei der gleichen Dicke der Schnitte zeigt sich, dass die Grenze des epibolischen und pseudembolischen Theiles des Embryos ungefähr in der Mitte des letzteren liegt (Fig. 26). (Text pag. 555, 593 ff.)

Tafel 20.

- 33—36. *Distaplia.* Vergr. 142. Vier Längschnitte aus einer Serie. Stadium annähernd das gleiche wie in der vorigen Querschnittserie. Schnittdicke 15 μ.

  Fig. 33 ist der 5. Schnitt, Fig. 34 der 6., Fig. 35 der 8. und Fig. 36 der 9. Die Schnitte Fig. 33 und 34 fallen noch lateral und zeigen in ihrem hinteren Abschnitte demgemäß noch Mesodermelemente. In Fig. 35 trifft der Schnitt seitlich die Pseudogastralgrube, während Fig. 36 ein Medianschnitt ist, wo auch jegliche Mesodermzellen fehlen. Nach hinten von der Linie *dv* liegt die pseudembolische, nach vorn die epibolische Region (Text pag. 559).

Fig. 37—45. *Distaplia.* Vergr. 142.

- 37—39 sind Abbildungen aus einer Querschnittserie. Die Pseudogastralgrube ist bereits verschwunden und die Nervenplatte in ihrer ganzen Ausdehnung entwickelt. Deutliche Medullarwülste sind indessen noch nicht vorhanden. Schnittdicke 15 μ. Fig. 37 fällt in die epibolische Region; Fig. 38 trifft das vordere Stück des pseudembolischen Theiles. Fig. 39 12 Schnitte weiter hinten als Fig. 38 (Text pag. 560 ff.).
- 40—45, ebenfalls Querschnitte, sind einem etwas späteren Stadium entnommen als Fig. 37—39. Dicke 15 μ. Fig. 40 ist der 19. Schnitt, darauf folgt der 21., 23., 25., 26. und Fig. 45 ist der 28. Schnitt. Fig. 40 trifft das vordere Ende der pseudembolischen Region und zeigt bereits Mesoderm, aber noch keine Medullarwülste, welche erst auf den folgenden Schnitten allmählich hervortreten und hinten (Fig. 43—45) schon deutlich entwickelt sind. Vorderdarmhöhle fehlt noch gänzlich (Text pag. 561, 635).

Tafel 21.

- 46. *Distaplia.* Vergr. 180. Medianschnitt durch die pseudembolische Region eines Embryos mit ausgebildeter Nervenplatte. Darmhöhle noch nicht begonnen; *Vd* ist die Linie, längs welcher sie entstehen wird. Dahinter die Organe des späteren Schwanzes, die Chorda dorsalis (*Ch*) und Schwanzdarm (*Cd*); vor ihr das prägastrale Entoderm (*Pge*),

von welchem nur der vordere Theil abgebildet ist (vgl. Fig. 47 und Text pag. 561).

Fig. 47. *Distaplia.* Vergr. 142. Längsschnitt, 2 Schnitte lateralwärts von Fig. 46. Hinten das gastrale Mesoderm *Gm*, das in der ventralen Medianlinie sich bereits in einzelne Mesenchymzellen (*Mz*) aufzulösen beginnt (Text pag. 561).

Fig. 48—54. *Distaplia.* Vergr. 180.

- 48. Frontalschnitt durch einen Embryo mit begonnenem Vorderdarm (Text pag. 563, 624, 627).
- 49 und 50. Frontalschnitt durch ein etwas späteres Stadium. Fig. 49 mehr dorsal, Fig. 50 2 Schnitte weiter ventral (Text pag. 627).
- 51. Medianschnitt durch die pseudembolische Region; Medullarrohr hinten geschlossen, Vorderdarm eben gebildet (Text pag. 563, 623).
- 52. Lateraler Längsschnitt von demselben Embryo, mit Follikelhülle und Abortiveiern (Text pag. 563, 623).
- 53. Nahezu medianer Längsschnitt durch einen Embryo mit weiter entwickelter Darmhöhle und weiter nach vorn reichendem Medullarrohr. Das gastrale Mesoderm dringt nach vorn vor. Die Zellen des prägastralen Entoderms scheinen an der Mesenchymbildung noch keinen Antheil zu nehmen (Text pag. 563).
- 54. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo mit geschlossenem Nervenrohre und hervorknospendem Schwanze. *Hs* = Anlage einer Haftscheibe (Text pag. 563, 597).

Tafel 22.

Distaplia. Vergr. 180.

- 55—58. Querschnitte aus einer Serie durch ungefähr das Stadium der Fig. 54. Schnittdicke 10 μ. Fig. 55 ist der 10. Schnitt, Fig. 56 der 22., Fig. 57 der 32. und Fig. 58 der 47. Fig. 55 liegt noch weit vor dem Anfang des Nervensystems; Fig. 56 trifft die Anlage des Ganglions, Fig. 57 den vorderen Theil des Medullarrohres. Fig. 58 liegt weit hinten unmittelbar vor dem vorderen Ende der Chordaanlage (vgl. Fig. 54) (Text pag. 596, 638).
- 59—61. Drei auf einander folgende Schnitte aus dem Bereiche der Chorda dorsalis von einem etwas jüngeren Stadium als Fig. 54 und etwas älteren als Fig. 53. Schnittdicke 25 μ (Text pag. 627, 638).
- 62—70. Querschnitte durch den dorsalen Theil eines Embryos, dessen Stadium der Fig. 53 unmittelbar vorausgeht. In Fig. 62 und 70 ist der ganze Querschnitt abgebildet. Die Serie zeigt den Schluss des vorderen Theiles des Medullarrohres. Schnittdicke 15 μ. Fig. 62 ist der 25. Schnitt, darauf folgen der 27., 29., 30., 32.—35. und 37. Fig. 62 fällt in den Bereich der Ganglionanlage (Text pag. 635 ff.).

Tafel 23.

Fig. 71—75. *Clavellina Rissoana.* Vergr. 330.
(Conservirt in Pikrin-Eisessig. Vgl. oben pag. 118 ff.)

- 71. Frühes Stadium einer Gastrula. Längsschnitt. Follikelhülle weggelassen wie in allen folgenden Figuren (Text pag. 605).

Fig. 72. Etwas späteres Stadium einer Gastrula. Längsschnitt (Text pag. 605).
- 73. Querschnitt durch eine Gastrula ungefähr wie Fig. 72. *Ch*^{1} und *Ch*^{2} rechte und linke Chordazelle; *Ch*^{1} in Theilung begriffen zur Production einer Mesodermzelle, also zur Zeit noch eine Mesodermgonade (Text pag. 606).
- 74 und 75. Querschnitt aus einer Serie von einem Stadium mit nahezu geschlossenem Blastoporus. Schnittdicke $7^1/_2 \mu$. Fig. 74 ist der 12. Schnitt, Fig. 75 der 15. (Text pag. 606 ff.).
- 76—82. Querschnitte einer Serie von einem Stadium mit zur Hälfte geschlossener Medullarrinne. Schnittdicke $7^1/_2 \mu$. Fig. 76 ist der 7. Schnitt, Fig. 77 der 8., Fig. 78 der 14., Fig. 79 der 16., Fig. 80 der 18., Fig. 81 der 23., Fig. 81 der 25. und Fig. 82 der 26. (Text pag. 608, 629).

Tafel 24.

Distaplia.

Fig. 83—93, Vergr. 330. Fig. 94—100, Vergr. 180.

- 83 und 84. Dorsaler Theil eines Embryos auf einem der Fig. 54 unmittelbar vorausgehenden Stadium. Mediale Längsschnitte. Fig. 83 Vorderstück des Medullarrohrs mit der Anlage des Ganglions. Fig. 84 Hinterstück mit Chorda dorsalis und Schwanzdarm (Text p. 624, 627, 637).
- 85—93. Querschnittserie durch die Ganglionanlage und den vorderen Theil des Medullarrohres von einem Stadium, das etwas jünger ist als das von Fig. 83 und 84. Schnittdicke 15 μ. Fig. 84 ist der vordere Schnitt und trifft die Ganglionanlage da, wo die Keimblätter dreischichtig sind (vgl. Fig. 83 und 54). (Text pag. 637.)
- 94—100. Querschnitte aus dem Bereiche der Chorda dorsalis (Schwanzknospe) von einem Stadium, von dem Fig. 84 einen Längsschnitt darstellt. Schnittdicke 10 μ. Fig. 94 ist der 54. Schnitt, Fig. 95 der 56., Fig. 96—100 der 58.—62. (Text p. 625, 643).

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 533

I. Furchung und Gastrulation.

1. Die ersten drei Furchungsstadien 534
2. Weitere Furchungsstadien bis zur Ausbildung der Plakula-Form. . . 542
3. Die Gastrulation und die Entstehung des Vorderdarmes 549
4. Vergleichender Überblick über die Gastrulation der Ascidien
   a. Das Verhältnis der Gastrulation der *Distaplia* zur Gastrulation anderer Ascidien 564
   b. Bemerkungen über die Ausbildung des bilateralen Bauplanes bei den Ascidien 580
   c. Über das Verhältnis der Gastrula-Achse zu den Körperachsen bei den Ascidien 584
   d. Einige Bemerkungen zum Rabl'schen Stammbaum der Vertebraten 589

II. Entwicklung des Mesoderms.

1. Bei *Distaplia* 592
2. Bei *Clavellina Rissoana* 601
3. Bei den einfachen Ascidien 611
4. Vergleichende Betrachtungen über die Entstehung des Mesoderms bei den Ascidien 613

III. Über die Entstehung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis

1. Bei *Distaplia* 623
2. Bei *Clavellina Rissoana* 628
3. Bei den einfachen Ascidien 629
4. Vergleichende Betrachtungen über das gastrale Entoderm und die Chorda dorsalis der Ascidien 630

IV. Über die Entwicklung des Nervensystems.

1. Bei den Ascidien im Allgemeinen 632
2. Vergleichende Bemerkungen über das Nervensystem der Ascidien . . 641

V. Über die Abgliederung der Schwanzanlage vom Rumpfe 642

Litteraturverzeichnis 643

Erklärung der Abbildungen 646

Die Alcyonacea des Golfes von Neapel.

Von

G. v. Koch
in Darmstadt.

Mit 28 Zinkographien im Text und Tafel 25 in Lichtdruck.

Seit dem Erscheinen meiner Monographie der Gorgoniden habe ich, zeitweise in Neapel selbst anwesend, mein Studienmaterial von Alcyonarien vielfach ergänzt, so dass ich jetzt an eine ähnliche Bearbeitung der Anthozoa alcyonacea in der dort angedeuteten Begrenzung gehen kann. Da aber eine solche Arbeit, trotz langer und sorgfältiger Vorbereitung, stets beträchtliche Zeit in Anspruch nimmt und selbst nach Fertigstellung des Manuscripts und der Originalabbildungen der Druck und noch mehr die lithographische Vervielfältigung sich meist sehr verzögert, so gebe ich hier eben so wie für die Gorgoniden vorläufig eine kurze Beschreibung der einzelnen Arten. — Nach Auslassung der Familien Haimeidae, Tubiporidae und Helioporidae, von denen mir keine Vertreter vorliegen, werde ich also nur noch die Gattungen und Arten der im Golf aufgefundenen Cornulariden, Alcyoniden und Scleraxonien zu beschreiben haben. Hinsichtlich des benutzten Systems muss ich gleich von vorn herein darauf aufmerksam machen, dass eine genauere Begrenzung der größeren Gruppen, ja selbst der Gattungen und Arten mir nicht immer möglich geworden ist. Eine Feststellung der Familiengrenzen würde eine umfassende Kenntnis aller bekannten Arten voraussetzen und weit über mein Wissen, bei der verhältnismäßig geringen Artenzahl des Golfes auch über den Rahmen einer faunistischen Arbeit hinausgehen. Wenn ich dennoch, ähnlich wie in den »Gorgoniden«, den Artbeschreibungen eine Synopsis der Familien und Gattungen vorhergehen lasse, so geschieht dies nur, um das Aufsuchen der Einzel-

schilderungen zu erleichtern und eine bequemere Übersicht möglich zu machen. Es ist desshalb auch auf die nicht behandelten Gruppen überhaupt keine Rücksicht genommen[1].

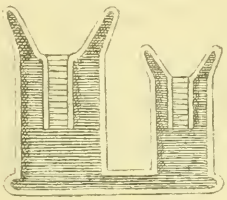
Synopsis der Familien und Gattungen.

A. Familien:

I. Polypen mit einander durch basale Stolonen oder Stolonenplatten verbunden. Die Länge der vollständig ausgebildeten Polypen einer Colonie nahezu gleich.

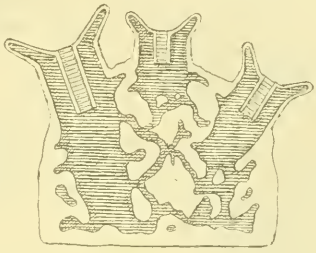
Familie: Cornularidae.

Fig. 1.



Schema zu I.

Fig. 2.



Schema zu II.

II. Polypen mit einander durch verästelte Röhren verbunden, die in verschiedener Höhe über der Basis einer Colonie verlaufen und deren Wände zu einer gemeinsamen Masse verschmolzen sind. Die Länge der vollständig ausgebildeten Polypen kann sehr ungleich sein und ist dann von deren relativem Alter abhängig.

1. Spicula von einander getrennt. Familie: Alcyonidae.
2. Spicula entweder durch Hornsubstanz oder durch krystallinische Kalkausscheidungen zu zusammenhängenden Skeletten vereinigt. Familie: Scleraxonidae.

---

[1] Ich halte es für ziemlich gleichgültig, ob man die kleine Gruppe der Haimeiden den Cornulariden unterordnen will oder nicht. *Monoxenia* scheint sehr eigenthümlich, *Haimea* und *Hartea* dürften erst noch genauer untersucht werden, und es wäre vielleicht für die letztere Gattung der Anschluss an andere, Scleriten besitzende Formen zu suchen. Ich glaube, die Entscheidung über die systematische Stellung dieser Arten resp. Gattungen ist erst nach einer genaueren Erkenntnis der Phylogenese der Alcyonarienzweige zu treffen. — *Cornularia* steht den übrigen Cornulariden ziemlich selbständig gegenüber. Vielleicht ist diese Gattung relativ unverändert.

B. Gattungen:

I. Cornularidae.

a. Ohne Spicula. Stolonen mit einfacher Höhlung, nebst dem basalen Theil der Polypen von einer hornigen Hülle bekleidet (Fig. 3).

Gattung: *Cornularia* (pag. 654).

Fig. 3.

zu a.
Cornularia cornucopiae
I. Hornskelett schwach,
II. Querschnitt eines
Stolo stärker ver-
größert.

b. Mit Spicula. Stolonen enthalten mehrere Canäle (Fig. 4)

α. Stolonen von nahezu gleichbleibender Dicke, nebst dem basalen Theil der Polypen von einer dünnen, hornigen Membran überkleidet. Tentakel werden beim Einziehen nur zusammengelegt.

Gattung: *Clavularia* (pag. 658).

β. Stolonen theilweise zu Platten verschmolzen. Hornige Hülle fehlt. Tentakel werden beim Einziehen umgestülpt.

Gattung: *Rhizoxenia* (pag. 661).

Fig. 4.

zu b.
Clavularia ochracea.
Querschnitt eines Stolo.

II. Alcyonidae.

a. Der orale, frei über die Oberfläche der Büsche hervorragende Polypentheil kann in einen kurzen, in das Cönosark übergehenden Kelch zurückgezogen (eingestülpt) werden. Cönosark reichlich entwickelt (Fig. 5).

Gattung: *Alcyonium* (pag. 663).

Fig. 5.

zu a.
Alcyonium palmatum. Quer-
schnitt des Stammes.

Fig. 6.

zu α.
Cereopsis Stud. Nadeln.
Vergr. ca. 50fach.

Fig. 7.

zu β.
Paralcyonium elegans.
Nadeln. Vergr. ca. 25fach.

b. Der orale freie Polypentheil kann nicht in den aboralen eingestülpt werden, nur die Tentakel legen sich zu einem Köpfchen zusammen.

α. Nadeln mit deutlichen Warzen. Cönosark gleichmäßig entwickelt (Fig. 6).

1. Büsche baumförmig verästelt, Polypen auf der ganzen Oberfläche vertheilt. Gattung: *Daniela* (pag. 669).

2. Büsche einfach, Polypen auf das orale Ende beschränkt. Gattung: *Cereopsis* (pag. 671).

β. Nadeln glatt oder nur mit ganz feinen, kegelförmigen Warzen. Oraler, polypentragender Theil der Büsche lässt sich in den aboralen, sterilen einziehen. Büsche durch Stolonen mit einander zu Colonien höherer Ordnung verbunden (Fig. 7). Gattung: *Paralcyonium* (pag. 672).

III. Scleraxonidae.

a. Zusammenhängendes Achsenskelett, aus Kalkkörpern, welche durch krystallinischen Kalk mit einander verkittet sind, gebildet. Büsche baumförmig verästelt (Fig. 8).

Gattung: *Corallium* (pag. 675).

Fig. 8.

zu III. Theil eines Querschnittes von *Corallium rubrum*, links Ernährungscanal, rechts Achsenskelett.

Anmerkung: Die Gestalt und Anordnung der Kalkkörper, welche für die Unterscheidung der Arten so wichtig ist, lässt sich am leichtesten auf folgende Weise erkennen und demonstriren: man schneidet einen Polypen mit der Schere der Länge nach durch, breitet ihn dann in Glycerin aus, legt ein Deckglas darauf und betrachtet nun bei gekreuzten Nicols. Die Spicula erscheinen weiß auf dunklem Grund und meist sehr deutlich. Mit kleinen Stückchen Cönosark verfährt man eben so.

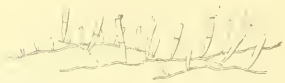
Cornularia cornucopiae (Pall.) Lam.

Diese kleine, lange bekannte Alcyonarie dürfte wohl als die ursprünglichste, oder richtiger als die am meisten conservative der im Golf von Neapel von mir beobachteten Arten anzusehen sein. Sie besitzt sehr einfache Stolonen; das Skelett ist eine lamelläre Ausscheidung des Ektoderms wie bei Hydroiden und Scyphostomen, und Kalkkörper fehlen wie dort vollständig. Auch liegt bis jetzt keine Thatsache vor, welche eine Rückbildung der letzteren wahr-

scheinlich machen. Dagegen stimmt der anatomische Bau des Polypen, Schlundrohr, Zahl und Anordnung der Paries etc., vollständig mit dem für die übrigen Octokorallen gültigen Schema überein.

Die Colonien sind sehr einfach aufgebaut. Auf einer Unterlage, die nur selten aus Pflanzentheilen oder weichem Boden, viel häufiger aus harten Gegenständen, Steinen, Muschelschalen, Balanen etc. besteht, verlaufen cylindrische, von einer ziemlich dicken Hornlamelle gleichmäßig umhüllte Stolonen, die oft nur leicht aufgeklebt sind und sich dann von glatten Oberflächen ohne Mühe ablösen lassen. Diese Stolonen sind vielfach verzweigt und häufig mittels ihrer Hüllen an einander gelöthet, seltener beobachtet man eine secundäre Verschmelzung der Weichtheile, die eine Communication der Lumina zur Folge hat. Die freien Enden der im Wachsen begriffenen Stolonen haben noch keine Hornschicht ausgeschieden und sind etwas kolbig aufgetrieben. Der Hohlraum eines Stolo ist einfach cylindrisch, nur selten finden sich faltenförmige Einschnürungen. Die Wand besteht aus 2 Zellschichten, dem etwas dickeren Ektoderm und dem dünneren Entoderm (Fig. 3 II), und beide sind durch eine sehr dünne Stützmembran von einander getrennt. Von jedem Stolo erhebt sich eine Reihe von Polypen in regelmäßigen Abständen, die im reifen Alter nahezu gleiche Größe erreichen. Bei einem noch wachsenden Stolo aber besitzen sie je nach ihrem relativen Alter eine verschiedene Größe: zunächst dem freien Ende finden sich ganz kleine und nach dem Ausgangspunkt des Wachsthums immer größere, so dass ein junger Stolo wie eine aus einander gezogene Pansflöte aussieht. Der Einzelpolyp bildet eine directe seitliche Ausstülpung des Stolo. An seiner Abgangsstelle ist er etwas eingeschnürt, um sich später wieder zu erweitern und nach und nach aus einer mehr conischen in eine mehr cylindrische Form überzugehen. Dabei zeigt er fast immer eine geringe Krümmung seiner Achse, so dass seine Gestalt einem schwach gebogenem Horn ähnlich ist. Das Skelett, eine Fortsetzung der Hornlamelle des Stolo, bekleidet den Polypen an seiner basalen Hälfte, erreicht eine Höhe von ca. 0,5 cm und endet oben, wo es beträchtlich an Dicke abgenommen hat, mit einem geraden, glatten Rand (Fig. 3). Die orale Polypenhälfte, welche sich gewöhnlich nur nach starkem Reiz oder bei Wassermangel in die Hülle zurückzieht, ist, wie vorhin schon angedeutet,

Fig. 9.



Theil einer Colonie von *Cornularia cornucopiae* in natürlicher Größe.

nahezu cylindrisch, zuweilen etwas aufgebläht oder aber auch an der einen oder anderen Stelle eingeschnürt und trägt an ihrem Ende die 8 gefiederten Tentakel, in deren Mitte sich die längliche Mundöffnung befindet. Bei der großen Durchsichtigkeit der Polypenwand im ausgestreckten Zustand ist es leicht zu sehen, wie sich innen an die Mundöffnung das Schlundrohr anschließt und wie die 8 Paries den peripheren Theil der Körperhöhle in 8 Kammern theilen. Bei richtiger Drehung eines Polypen gelingt es auch ohne Schwierigkeit, die Flimmerrinne im Ösophagus und die Verschiedenheit der beiden langen Filamente von den 6 kürzeren, deren Paries die Geschlechtsorgane tragen, zu unterscheiden.

Über den feineren Bau ist nur wenig zu sagen. Die Stützlamelle ist überall dünn und scheint structurlos. Das Ektoderm ist einschichtig und von gleichmäßiger Dicke; nur am oralen Ende und im Schlundrohr sind die Zellen höher. Die Tentakel sind reich an Nesselkapseln, welche auf den Fiedern, von denen ca. 20 Paare zu zählen sind, spiralige Verdickungen bilden. Das Entoderm ist ebenfalls sehr gleichmäßig. In den ausgestreckten Tentakeln wird es oft so dünn, dass man von ihm nur noch die wenig elastischen Kerne deutlich erkennen kann. Die 2 langen Filamente besitzen die bekannten Nesseldrüsenstreifen. Die Musculatur ist sehr zart, in den Paries zeigt sie die bekannte, für alle Alcyonarien charakteristische Anordnung.

Die Farbe der Weichtheile ist ein lichtes Ockergelb, welches aber nur an etwas contrahirten Theilen einigermaßen intensiv wirkt. Die Hülle sieht je nach ihrer Dicke hellgelb, gelbbraun bis ziemlich dunkelbraun aus. Wie alle Horngebilde ist sie stark lichtbrechend.

Über die Vermehrung kann ich nur wenig mittheilen. Die Stolonen wachsen unter günstigen Umständen sehr schnell (mehrere Millimeter per Tag) und erzeugen der vermehrten Länge entsprechend neue Polypenknospen, die sich sehr rasch entwickeln. Eier und Sperma habe ich nicht im reifen Zustand beobachtet, dagegen sah ich einmal Ende Mai in einem ausgestreckten Exemplar mehrere, sich langsam bewegende, ziemlich farblose Larven.

Cornularia cornucopiae kommt im Golf von Neapel häufig vor und zwar immer in geringer Tiefe und meist gesellschaftlich mit *Clavularia ochracea*, verschiedenen Hydroiden, Schwämmen und Algen. Es ist sehr schwer, einigermaßen reine, für längere Beobachtung und Culturen günstige Colonien zu erhalten.

Clavularia ochracea v. Koch[1].

(Tafel 25 Fig. 3, 4, 5).

Von den beiden im Golf von Neapel heimischen, sowohl durch ihren Habitus, als auch die Form und Verbreitung der Kalkkörper und die Verschiedenheit des Aufenthaltes leicht zu unterscheidenden Arten der Gattung *Clavularia* ist *ochracea* die bei Weitem häufigste. Die Colonien sind aus einer größeren Anzahl von Polypen zusammengesetzt, welche auf vielfach verästelten, häufig über einander hinweglaufenden, auch mit einander verschmelzenden Stolonen stehen, und zwar in der Regel in ziemlich constanter Entfernung (ähnlich wie bei *Cornularia*). Diese Regelmäßigkeit ist aber nur an solchen Stöcken deutlich zu erkennen, die eine längere Strecke für sich allein weiter gewachsen sind; sobald die Stolonen, wie dies meist der Fall ist, ein dichteres Gewirr bilden, erscheint diese Anordnung gestört. — Die Farbe der Colonien ist ein in den verschiedenen Theilen mehr oder weniger intensives Rostgelb. — Die Unterlage bilden Muschelschalen, Balanen etc. häufig auch vulkanische Gesteine, welche in der Regel noch von einer großen Anzahl anderer Organismen mit benutzt werden.

Fig. 10.

Clavularia ochracea. *p* Scleriten der Polypenwand, *st* aus einem Stolo. Vergr. ca. 110fach.

Die Stolonen, die selten und dann nur auf kurze Strecken rein von schmarotzenden Pflanzen und Thieren zu bekommen sind, haben einen halbkreisförmigen Querschnitt, der aber häufig durch eine Abplattung von oben sich der Form eines Rechteckes nähert. Immer bleibt aber eine den größten Theil der ganzen Breite einnehmende Ansatzfläche, welche sich genau der Unterlage anlegt. Das Lumen

[1] Die Gattung *Clavularia* ist im Mittelmeer wahrscheinlich nur durch eine gute Art im älteren Sinne vertreten, welche aber in einigen, mehr oder minder verschiedenen Localvarietäten auftritt. Milne Edwards' Beschreibung lässt Manches zu wünschen übrig; seine Abbildungen scheinen mir am besten auf die nachher als *C. Marioni* beschriebene Form zu passen, die ich seit Jahren in einem Exemplar kannte, wesshalb ich auch in einer früheren Mittheilung die gewöhnlich in Neapel vorkommende Form als *C. ochracea* neu benannte. Die beiden von Marion und Kowalewsky beschriebenen Arten wage ich nicht ohne Weiteres mit den meinigen zu identificiren. Sollten *C. petricola* und *ochracea* nicht zu trennen sein, so würde der letztere Name die Priorität haben.

der Stolonen ist nicht einfach, wie bei *Cornularia* (man vgl. Fig. 3 und 4 mit einander), sondern es sind 2, häufig 3, selten noch mehr Canäle vorhanden, und diese sind in eine reich entwickelte Bindesubstanz eingebettet, während eine solche bei *Cornularia* fast ganz fehlt.

Die Polypen besitzen eine schlank conische, oft nahezu cylindrische Gestalt, zuweilen mit einer leichten Einschnürung über dem Stolo. Oft aber sitzen sie auch diesem breit auf, wobei häufig dessen Ansatzfläche etwas vergrößert wird. Die Länge eines ausgewachsenen, mittelmäßig gestreckten Polypen beträgt vom Stolo bis zur Mundscheibe ungefähr 10 mm, die Dicke etwas mehr als die Breite der Stolonen, ca. 1,5 mm. Die conischen, mit 10—12 Fiederpaaren besetzten Tentakel haben eine im contrahirten Zustand deutliche rothgelbe Farbe, erscheinen aber vollständig ausgestreckt nahezu farblos. Mund, Schlundrohr und Paries stimmen mit den gleichen Theilen anderer Alcyonarien überein; nur ist zu bemerken, dass die Paries aboral mehr oder weniger mit einander verschmelzen, wobei eine Verdickung der Bindesubstanz eintritt und die Verbindung der Polypen- mit der Stolonenhöhlung auf rundliche Löcher reducirt wird. — Von den beiden Epithelschichten verhält sich das Ektoderm etwas verschieden von dem der *Cornularia*. Es ist nämlich an den aboralen Hälften der Polypen sowie an den Stolonen sehr reducirt, so dass man oft die einzelnen Zellen nur schwer nachweisen kann (Fig. 4). Dagegen scheidet es an diesen Stellen wie dort eine, wenn auch viel dünnere, hornige Cuticula aus.

Die Scleriten sind farblos und in den verschiedenen Körpertheilen von etwas verschiedener Gestalt und Größe (Fig. 10 und Taf. 25 Fig. 3—5). Die der Tentakel sind wenig zahlreich, nur an deren Basis constant vorhanden, dabei kleiner als die der Polypenwand und besitzen die Gestalt schlanker Spindeln. Dagegen sind die Kalkkörper der Polypenwand reichlich entwickelt. Sie bilden in dem oralen, einstülpbaren Theil 8 interparietale Züge und sind etwas plumpe, an beiden Enden abgerundete Spindeln, welche stumpfe, aber ziemlich hohe Warzen tragen (Taf. 25 Fig. 3 die schlankeren Exemplare). In dem aboralen, starren Theil der Wand liegen sie sehr dicht beisammen und nicht selten sind ihre Zacken mit einander verschmolzen. Ihre Gestalt ist noch viel plumper, wodurch die Warzen oft sehr niedrig erscheinen, und die oft sehr verkürzte Walzenform geht manchmal durch eine mittlere Einschnürung in die einer unregelmäßigen Doppelkugel über. In der Nähe der Stolonen werden die Kalkkörper meist wieder schlanker, aber auch

unregelmäßiger, und verlieren dabei ihre oben geschilderte Anordnung, beschränken sich hier auch nicht mehr auf die Wand, sondern treten auch in die verdickten Paries ein. Die Spicula der Stolonen sind den vorigen ähnlich, sehr unregelmäßig gebildet (Taf. 25 Fig. 5) und füllen den ganzen Raum zwischen Ektoderm und Entoderm aus, so dass nur wenig Bindesubstanz übrig bleibt.

Die Entwicklung ist ziemlich vollständig bekannt. Die Eier, schon kurz vor der Reife durch ihre orangerothe Farbe auffallend, treten, wohl schon befruchtet, durch die Mundöffnung nach außen und legen sich in Form eines Kranzes, von einer aufquellenden Gallerthülle umgeben, um das orale Polypenende dicht unter den Tentakeln. In kurzer Zeit läuft der Furchungsprocess ab, und die Eier verwandeln sich in gelbrothe eiförmige Larven, die sich von der Gallerte befreien und bald eine sehr gestreckte Gestalt annehmen. Nun kriechen sie (ich fand sie nur ausnahmsweise an der Wasseroberfläche schwimmend) längere Zeit auf dem Boden, zwischen Tang etc. herum. Nach einiger Zeit legen sich die Paries an, und die Larven gehen mit der Festsetzung, die immer von einer Contraction begleitet ist, in einen kleinen Polypen über, der bald seine erst einfachen, dann mit 1, 2, 3 etc. Paar Fiedern versehene Tentakel erkennen lässt. Auch die innere Organisation wird bei zunehmender Durchsichtigkeit deutlicher. Oft früher, oft später wächst nun ein Auswuchs an der Basis des Polypen hervor, der sich zu einem kriechenden Stolo ausbildet, und von dem dann neue Polypen hervorsprossen.

Die Fundorte von *Clavularia ochracea* im Golf sind ziemlich zahlreich, und an manchen finden sie sich in großer Anzahl bei einander. Die bewohnte Tiefe ist gering.

Clavularia Marioni nov. sp.

Diese Art ist der vorigen in Bau und Größe so weit ähnlich, dass man beide wohl von einer gemeinsamen Stammform ableiten kann, doch scheinen mir die Abweichungen zu bedeutend, um sie mit einander in eine Species zu vereinigen, ehe eine Reihe von Zwischenformen vorliegt. Die Farbe von *C. Marioni* ist verglichen mit der von *ochracea* heller und weniger lebhaft, mehr gelblich grau. Die Stolonen haben viele Neigung sich zu verbreitern und solche Gegenstände, die hauptsächlich in einer Dimension sich ausdehnen, wie Zweige von Kalkalgen, Hydroiden, Antipathiden etc., zu überziehen,

daher denn auch die Büsche unregelmäßig und verhältnismäßig klein und die Polypen sehr ungleich von einander entfernt sind, ihre Richtung aber sehr verschieden ist. Die Tentakel sind bis an die Spitze der Fiedern reich an kleinen Kalkkörpern (Fig. 11 und Taf. 25 Fig. 7 u. 8), so dass sie eine gewisse Starrheit erlangen und verhältnismäßig leicht im ausgestreckten Zustand conservirt werden können, was bei *C. ochracea* nur mittels Sublimat und Essigsäure gelingt. Die Nadeln der Fiedern und der Seiten des Schaftes sind platt gedrückt und liegen so dicht, dass sie nur bei voller Ausdehnung der Tentakel einzeln zu unterscheiden sind. Sie liegen dann, eben so wie die größeren aber ähnlich gebildeten, in der Außenseite des Schaftes parallel zu dessen Längsrichtung. Bei Contractionen schieben sie sich sehr zusammen und stellen sich mehr oder weniger quer. In der Höhe der Mundscheibe, dort wo sich der Tentakel beim Einziehen nach innen umschlägt, schließen sich an den Nadelstreif in dessen Rückenfläche größere, mehr cylindrische Nadeln an; sie sind schlanker als die entsprechenden von *ochracea* und bilden wie dort 8 interparietale Felder. Tiefer unten sind die Kalkkörper der Polypenwand kräftiger (Fig. 11 und Taf. 25 Fig. 9) und dichter gestellt, in den Stolonen aber wieder kleiner und schlanker. Dabei bleiben sie immer ziemlich regelmäßig spindelförmig.

Fig. 11.

Clavularia Marioni. f. Spicula der Fiedern, *p.* der Polypenwand. Vergr. ca. 110fach.

Über die Fortpflanzung der *Clavularia Marioni* ist mir nichts bekannt geworden. Ihr Wohnort sind größere Tiefen. Die mir gebrachten Colonien waren nur aus einer kleinen Anzahl von Polypen zusammengesetzt und hielten sich nicht so gut im Aquarium wie die von *ochracea*.

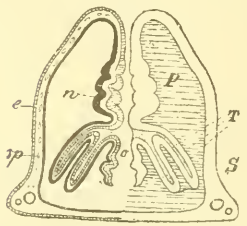
Rhizoxenia rosea Ehrenbg.

Die Colonien von *Rhizoxenia* lassen sich verhältnismäßig leicht durch ihre Färbung von anderen Mittelmeerkorallen unterscheiden. Die festeren Theile, basale Abschnitte der Polypen (»Kelche«) und Stolonen sind carminroth, welche Farbe durch eine überliegende farblose Schicht eigenthümlich gedämpft wird, und die weichen einziehbaren, oralen Abschnitte der Polypen sind zart rosa oder ganz farblos. Die Form dagegen ist ziemlich veränderlich und kann bei nur oberflächlicher Betrachtung unter Umständen zu einer Verwechslung mit *Alcyonium coralloides* Veranlassung geben. Wie bei

anderen Alcyoniden ist das verschiedene Aussehen der Colonien hauptsächlich auf die Gestalt der Unterlage und das damit im Zusammenhang stehende Maß der möglichen Ausdehnung zurückzuführen. Auf größeren Flächen, wie sie von Steinen, Muschelschalen etc. geboten werden, ist eine Colonie gewöhnlich recht weitläufig angelegt. Die Polypen stehen oft in großer Entfernung von einander und sind dann durch nahezu gerade, schmale Stolonen mit einander verbunden, dazwischen finden sich einige näher an einander gerückt, und diese bilden auf einer gemeinsamen Ausbreitung stehend eine engere Gesellschaft. Solche Ansammlungen, in denen die Individuen einander oft so nahe rücken, dass ihre Wände theilweise mit einander verschmelzen, sind gewöhnlich die Centren für mehrere der schmalen Stolonen und erscheinen in dem Netz, welches durch Verschmelzungen der letzteren zu Stande kommt, als Knoten. Auf Gegenständen, bei denen eine Dimension der Ausdehnung vorherrscht, wie z. B. auf Gorgonienachsen, die von *Rhizoxenia* sehr gern bewohnt werden, findet man wohl auch auf schmalen Stolonen sitzende Polypenreihen vor, aber viel häufiger sind hier die Stolonen verbreitert und so mit einander verschmolzen, dass sie über weite Strecken hin einen gleichmäßigen Überzug bilden, auf dem (ähnlich wie bei manchen Colonien von *Alcyonium coralloides*) die Polypen mehr oder weniger regelmäßiger vertheilt, aber immer ziemlich dicht bei einander stehen.

Die Polypen sind außerordentlich contractil, was sich durch das Fehlen der Kalkkörper in dem größten Theil der Wandung erklärt. Ausgestreckt werden sie ohne die schlanken Tentakel bis 10 mm lang und so durchsichtig, dass man die ganze Organisation leicht übersehen kann, ganz contrahirt bilden sie rundliche Wärzchen von kaum messbarer Höhe. Die Tentakel besitzen durchschnittlich 20 Fiederpaare und werden beim Zurückziehen der Mundscheibe nicht wie bei *Clavularia* bloß contrahirt und nach innen umgeschlagen, sondern sie stülpen sich ähnlich wie die von *Corallium* theilweise um. Die Polypenwand ist ziemlich dünn, die Stolonen sind von mehreren Canälen durchbohrt.

Fig. 12.



Ein Polyp von *Rhizoxenia rosea*, vollkommen contrahirt und nach einer die Hauptachse enthaltenden und zur Längsrichtung des Stolo senkrecht stehenden Ebene geschnitten. Linke Seite mit Angabe von Ektoderm und Entoderm. *e* Ektoderm, *n* Entoderm, *sp* Spicula, *o* Schlund, *S* Canäle der Stolonen, *T* Tentakel, *P* Paries.

Spicula sind nur sparsam vorhanden.

In den Tentakeln, dem Schlund und dem einstülpbaren Theil der Leibeswand fehlen sie vollständig. In der Bindesubstanz des basalen Theiles (Kelch) und in den Stolonen liegen sie in einer einfachen Schicht neben einander, lassen aber die Anheftungsfläche ganz frei. An solchen Stücken der Leibeswand, welche zwei neben einander stehenden Polypen gemeinschaftlich zugehören, sind sie gewöhnlich in Größe und Anzahl reducirt. — Mit der geringen Zahl der Spicula geht eine große Gleichartigkeit in Größe, Gestalt und Farbe parallel. Die Form ist am einfachsten als Cylinder mit je 3 in Quincunx gestellten Fortsätzen an beiden Enden zu bezeichnen, auch lassen sich Abweichungen von diesem Typus fast alle als Abplattungen auffassen. Die dunklen Trennungslinien, welche man häufig bemerkt, sind bei kleineren Exemplaren in der Regel nicht vorhanden. Auf der Oberfläche sitzen kleine conische Wärzchen. Die Farbe ist gelbroth. Die Länge beträgt ca. 0,05 mm.

Fig. 13.

Rhizoxenia rosea. Spicula. Vergr. ca. 125fach.

Über die Aufenthaltsorte von *Rhizoxenia* ist für den Golf nur wenig Genaueres zu berichten. Häufig findet sie sich auf einigen Secchen, bis zu einer Tiefe von mehr als 50 m. Die nach der Anzahl der Polypen als die größten zu bezeichnenden Büsche fand ich an todten Gorgonienachsen. — Jugendstadien habe ich bis jetzt noch nicht auffinden können.

Alcyonium palmatum Pall.

Die unter einander in Gestalt, Farbe und Größe, ja selbst hinsichtlich der Kalkkörperchen sehr abweichenden Alcyonien des Mittelmeers wurden trotz mehrfacher Versuche, sie in mehrere Species zu vertheilen, bis in die neueste Zeit unter dem einen Namen *Alcyonium palmatum* zusammengefasst. Der einzige Autor, welchem es gelang, 2 Typen herauszuheben, ist Marion, und es scheint mir am besten, ihm vorläufig zu folgen und die Abtrennung eines *A. acaule* anzunehmen. Trotzdem werde ich aus praktischen Gründen in nachfolgender Beschreibung beide Arten zusammen behandeln und erst am Schluss ihre Unterschiede aus einander setzen.

Fig. 14.

Alcyonium palmatum. Schema der Vertheilung der Spicula in den Tentakeln und dem oralen Polypenende.

Die Colonien besitzen, auch abgesehen von ihrer Contractionsfähigkeit, die ganz bedeutend und auf das Aussehen

von großem Einfluss ist, je nach Alter, Aufenthaltsort etc. eine sehr verschiedene Form und Größe. Einige besonders üppig entwickelte Büsche, welche ich lebend beobachtete, hatten im expandirten Zustand mehr als ½ Meter Ausdehnung, waren reich verästelt und so durchsichtig, dass man tief in das Innere hineinsehen und die Paries weit in das Cönosark verfolgen und an ihnen die Geschlechtsorgane wahrnehmen konnte. Neben diesen großen Büschen, die in der relativen Länge von Stamm und Ästen, sowie in der Art der Verzweigung und der Farbe sehr von einander abweichen können, findet man wenig verästelte und zuweilen, wenn auch selten und dann nie von so bedeutenden Dimensionen, ganz unverästelte Stücke. Unverästelt sind auch die jungen Büsche. Am meisten veränderlich ist die Ansatzfläche. Bei Exemplaren vom Schlammgrund ist sie oft sehr klein, etwas convex oder concav, oft aber auch verbreitert und unregelmäßig. Bei solchen, die auf größeren gleichmäßig geformten Steinen aufsitzen, ist sie nahezu eben und häufig kreisförmig; sind diese aber mit complicirten Oberflächen versehen, so wird die Ansatzfläche unregelmäßig, häufig mit gelapptem Rand. Auf dünnen cylindrischen oder conischen Gegenständen dagegen setzt sie sich oft in eine dünne Membran fort, welche die Unterlage weithin überzieht. Zuweilen kommt es auch vor, dass sich an einem Ast eine secundäre Ansatzfläche bildet. Die Farbe hängt allein von den Kalkkörpern ab, die entweder roth, gelb oder farblos sind, und wird desshalb bei der Conservation in Alkohol nur wenig verändert. Das Cönosark sieht am häufigsten fleischfarbig aus, mit mehr oder weniger Gelb oder Roth, und kann bis in ein tiefes Braunroth übergehen. Die Polypen sind meist heller, seltener dunkler gefärbt, oft sind aber die einzelnen Abschnitte wieder verschieden, so dass man eine ganze Reihe von Farbencombinationen zusammenstellen könnte. Trotzdem sind die einzelnen Theile eines Busches meist in ihrer Färbung constant, und nur die Basis ist bei manchen etwas verschieden, meist heller. Die Größe der Polypen besitzt für die einzelnen Varietäten einen bestimmten Maximalwerth, doch sind dieselben an jeden einzelnen Busch unter sich sehr verschieden. Die sogenannten Zooiden sind wohl meistens Knospen, selten in ihrer Entwicklung etwas zurückgebliebene Polypen. — Die Tentakel besitzen 10—14 Fiederpaare. Die Polypenwand ist in ihren einzelnen Abschnitten verschieden contractil, was durch die Vertheilung der Spicula bedingt wird und sich auf die Art und Weise der Einstülpung des oralen Polypenabschnittes zurückführen

lässt. Auch in dem Schlund finden sich Spicula. Die aboralen Verlängerungen der Polypenhöhlen sind von sehr verschiedener Länge, je nach ihrem relativen Alter, und enthalten die Geschlechtsorgane. Die Bindesubstanz zwischen den einzelnen Polypenhöhlen ist ziemlich reich entwickelt und besitzt, auch abgesehen von der mehr oder weniger reichlichen Einlage von Kalkkörperchen, eine nicht geringe Festigkeit Fig. 5 und Fig. 15).

Die Spicula haben in den einzelnen Abschnitten der Polypen und im Cönosark typische Formen, welche aber in Einzelnheiten, wie Länge und Dicke, Gestalt der Warzen etc. sowie auch in ihrer Häufigkeit fast bei jeder Colonie kleine Abweichungen zeigen, die in ihren Extremen recht beträchtlich sind. In den Fiedern können die Kalkkörper vollständig fehlen; wenn sie vorhanden sind, so liegt immer ein Paar in jeder Fieder, die ersten und letzten ausgenommen (Fig. 14). Ihre Gestalt ist meist ganz eigenthümlich: ein längeres, flaches, mit wenigen spitzen Höckerchen versehenes Stück trägt am distalen Ende einen dünnen, unter einem stumpfen Winkel abgebogenen Fortsatz. Die Länge beträgt 0,1—0,16 mm, die Substanz ist farblos. Der Tentakelrücken, d. h. die nach außen gekehrte Seite ist reich an Nadeln. Diese sind an der Spitze kleiner (ca. 0,12 mm lang), unregelmäßiger geformt und quergestellt (wahrscheinlich stellen sie sich bei Maximalausdehnung der Spitze parallel der Längsrichtung), in der Mitte des Tentakels werden sie größer und regelmäßiger, und es lässt sich zwischen den medialen und den lateralen eine gewisse Differenzirung erkennen, indem erstere (bis 0,2 mm lang) eine mehr spindelförmige, letztere eine mehr konische Form besitzen. Im basalen Tentakeltheil verschwinden die lateralen Nadeln vollständig, und es bleibt nur ein medialer Streif übrig, der sich auf die Polypenwand fortsetzt. Die Nadeln dieser interparietalen Streifen in der Polypenwand sind schlanker, bis 0,4 mm lang, cylindrisch bis spindelförmig und häufig etwas gebogen und mit zahlreichen konischen Warzen besetzt. Häufig sind sie gefärbt. Etwas unterhalb der Mundscheibe gehen die Nadeln der gedachten Streifen pinselförmig aus einander und schließlich in einen lebhaft gefärbten Ring über. Häufig finden sich in dieser Höhe 2 oder 3 Nadeln in der Anheftungslinie jeder Paries.

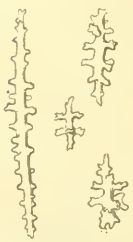
Fig. 15.

Alcyonium palmatum. Längsschnitt durch 3 Polypen verschiedenen Alters. (Spicula weggelassen.)

Aboral von dem Nadelring, dessen Einzelstücke an Größe nach und nach abnehmen, können Spicula auf eine lange Strecke hin ganz fehlen; wo sie vorhanden sind, ist ihre Größe gering und ihre Anzahl unbedeutend. An der Übergangsstelle des freien Polypentheiles in das Cönosark wird von Nadeln, die mit denen des letzteren übereinstimmen, ein mehr oder weniger deutlicher Kelch gebildet, der häufig eine Theilung in 8 interparietale Lappen erkennen lässt. — Die Spicula des Schlundes sind kurz (0,08—0,12 mm lang), mit wenig konischen Warzen, farblos oder verschieden gefärbt und ziemlich regelmäßig vertheilt. — Im Cönosark und den Polypenkelchen finden sich Kalkkörper, die zwar auf eine Grundgestalt zurückführbar sind, sich aber doch nach 2 Richtungen hin mehr oder weniger differenzirt haben. Es sind cylindrische Stäbe mit hohen durch secundäre Erhebungen oft complicirten Warzen, die in der Rindenschicht eine mehr konische Gesammtfigur aufweisen und meistens eine geringere Länge besitzen.

Wie in der Regel bei Alcyonarien, so sind auch bei *Alcyonium palmatum* beide Geschlechter getrennt. Die ersten Entwicklungszustände sind schon seit 1873 durch Kowalewsky bekannt, das Wachsthum der Larven aber und deren Vermehrung zu Colonien bedarf noch weiterer Untersuchung. Kleine Büsche von 2—3 Polypen zeigen schon deutlich den Typus der Gattung.

Fig. 16.



Alcyonium palmatum. Spicula des Cönosarks. Vergr. ca. 80fach.

Nach dieser etwas allgemein gehaltenen Beschreibung wird es genügen, die Artkennzeichen von *A. palmatum* Pall. kurz anzugeben:

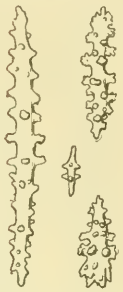
Colonien reich verästelt, Stamm verhältnismäßig lang, ein größerer, basaler Abschnitt steril und meist heller gefärbt. Gewebe weicher und außerordentlich contractil. Polypen kleiner, im ausgestreckten Zustand ca. 8 mm lang (bis zur Mundscheibe) und bis 2 mm dick. Spicula des Cönosarks und der Kelche schlanker als bei der folgenden Art (Fig. 16).

Alcyonium acaule Marion.

Da in der obigen Beschreibung sämmtliche Formen, welche in den Kreis von *A. palmatum* nach älterer Auffassung gehören, berücksichtigt sind, so genügen hier die unterscheidenden Kennzeichen: Stamm kürzer, breit aufsitzend, weniger reich verzweigt.

Gewebe fester. Polypen größer, 12 mm lang bis zur Mundscheibe und bis 3 mm dick. Spicula des Cönosarks plumper (Fig. 17).

Fig. 17.



Alcyonium acaule. Spicula des Cönosarks. Vergr. ca. 80fach.

Alcyonium coralloides Pall. (G. v. Koch).

Diese Art ist, obgleich sie nach ihrem anatomischen Bau und dem Modus ihrer Knospenbildung zu *Alcyonium* gehört und hinsichtlich der Kalkkörper sich ganz an *palmatum* und noch näher an *acaule* anschließt, bis jetzt der Gattung *Sympodium* Ehrbg. zugerechnet gewesen, weil sie häufig auf Gorgonienachsen und ähnlichen Fremdkörpern sitzt und so durch Anpassung an diese Unterlage in ihrem Habitus den Cornulariden ähnlich erscheint. Sie bildet auf genannten Gegenständen lebhaft carminrothe Überzüge, die aber nur selten auf längere Strecken so gleichmäßig dick sind, wie z. B. die von *Rhizoxenia*, und auf denen die Polypen gewöhnlich unregelmäßig vertheilt sind. In der Regel treten an verschiedenen Stellen einer solchen Colonie Verdickungen des Cönosarks auf, welche sich über die Unterlage erheben und während ihres weiteren Wachsthums ganz dem Typus von *Alcyonium* folgen. Außerdem findet man kleinere Colonien von *coralloides*, die gar keine häutige Ausbreitung besitzen und mit gleich großen und gleich gefärbten Büschen von *palmatum* so weit übereinstimmen, dass man sie im Leben oft nur an der gelben Farbe der Tentakel und bei genauerer Untersuchung an den plumperen Scleriten erkennen kann. Die Polypen erreichen kaum die Größe derjenigen von *palmatum*, nie die von *acaule*, ein Unterschied, der besonders bei Vergleichung mit kleinen Büschen der letzteren Art deutlich ins Auge fällt. Die Tentakel haben ca. 14 Fiederpaare. Die jungen Knospen sind farblos und zeigen in ihrer ganzen Erscheinung viel Ähnlichkeit mit den »Zooiden« von *Corallium*. Vielleicht entwickeln sich manche von ihnen niemals zur normalen Größe. — Das Cönosark ist durch große Festigkeit seiner Oberfläche ausgezeichnet.

Fig. 18.

Alcyonium coralloides. Längsschnitt durch 3 neben einander liegende Polypenhöhlen. Spicula weggelassen.

Die Spicula sind ganz ähnlich angeordnet wie bei *A. palmatum*

und *acaule*. In dem Tentakelrücken liegen ziemlich flache, an beiden Enden abgestumpfte, sparsam gezackte Kalkkörper von ca. 0,1 mm Länge, denen zur Seite je ein Exemplar zwischen 2 Fiedern von stark gekrümmter Form sich findet. Nach der Tentakelbasis hin werden die Spicula größer (bis 0,2 mm lang), rundlicher, mit größeren Warzen, und an diese schließen sich Keulen (ca. 0,25 mm lang), deren Warzen häufig auf der einen Seite länger sind als auf der anderen. Letztere, wie auch die vorhergehenden von gelber Farbe, bilden den Übergang in den dichten Nadelstreif, der von kräftigeren (0,3—0,4 mm langen) mehr spindelförmigen, häufig etwas gekrümmten Nadeln zusammengesetzt ist und weiter unten in den Nadelring, der von etwas schlankeren, rothen Spindeln gebildet wird, übergeht. In den Anheftungslinien der Parics liegen, wie bei den beiden vorigen Arten, einige Nadeln von spindelförmiger Gestalt und gelber oder rother Farbe. Die Spicula des nun folgenden weicheren Theiles der Polypenwand sind wieder kleiner (ca. 0,1 mm lang), farblos, gelb oder roth von plumperer Gestalt, und tragen ziemlich hohe Warzen. Die 8 Kelchlappen, hier immer deutlich entwickelt, werden durch gedrängt liegende spindelförmige, gelb oder roth gefärbte Spicula dargestellt und gehen direct in das Cönosark über. Die Schlundnadeln sind von gelber Farbe, in Gestalt und Größe denen der mittleren Polypenwand ähnlich. — Unter den Spicula des Cönosarks lassen sich mehr conische oder keulenförmige (ca. 0,1 mm lange), mit zusammengesetzten Warzen bedeckte und in der Rinde liegende, sowie spindelförmige (ca. 0,2 mm lange, mit einfacheren Warzen bedeckte) unterscheiden. Sie sind gewöhnlich roth, doch finden sich oft im Inneren ganze Nester von gelben, seltener auch einzelne von anderer Farbe.

Fig. 19.

Alcyonium coralloides. Spicula des Cönosarks. Vergr. ca. 80fach.

Die Eier von *A. coralloides* sind von röthlich-weißer Farbe und entwickeln sich im Mutterleib zu Larven, welche nach dem Ausschlüpfen einige Zeit herumschwimmen und sich dann festsetzen.

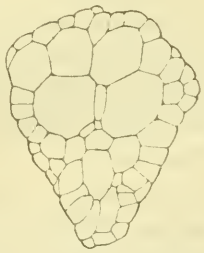
Die Verbreitung ist eine ziemlich ausgedehnte: außer den schon genannten Hornachsen dienen alle möglichen Gegenstände, wie Pflanzenstengel, Wurmröhren, von letzteren auch weiche (wie die von *Spirographis Spallanzani*) als Unterlage.

Daniela Koreni nov. gen. nov. sp.

Die 3 mir vorliegenden Exemplare dieser Alcyonide, welche von den bisher aus dem Mittelmeer bekannten Formen sehr abweicht, stimmen unter einander bis auf die verschiedene Größe gut überein. Die Gestalt der Colonien ist baumförmig, einem *Alcyonium acaule* nicht ganz unähnlich. Der Stamm, welcher mittels einer Verbreiterung auf harten Gegenständen aufsitzt und diese zum Theil umfasst, ist ziemlich kurz und nur an einem kleinen Theil polypenlos. Er theilt sich in wenige, große Äste, und diese sind wieder mit Zweigen besetzt, von denen die kleinsten in der Regel schuppenförmig gestaltet sind. Die Polypen sind verhältnismäßig groß (wahrscheinlich übertreffen sie im vollständig ausgestreckten Zustand noch die von *A. acaule*) und nicht einstülpbar. Häufig stehen sie in Gruppen und lassen größere Strecken von der Oberfläche der Äste ganz frei. Die Farbe ist entweder nur sehr zart oder fehlt vielleicht ganz, denn Alkoholexemplare sehen weißlich aus, und eine einigermaßen auffallende Färbung im Leben wäre jedenfalls von den Fischern, welche die oben genannten Exemplare erbeuteten, bemerkt und mir mitgetheilt worden.

Eines der auffallendsten Kennzeichen von *Daniela*, den verwandten Formen des Mittelmeers gegenüber, ist wohl die Dünne der Wand (Fig. 20); aus ihr ist auch der Umstand zu erklären, dass an Alkoholexemplaren die Enden der Spicula frei über die Oberfläche herausragen und diese stachelig erscheinen lassen. Bemerkenswerth sind auch die Basalenden einiger central gelegenen Polypenhöhlungen (wohl der ältesten), da diese zu weiten Räumen ausgedehnt sind.

Fig. 20.



Daniela Koreni.
Querschnitt des Stammes.

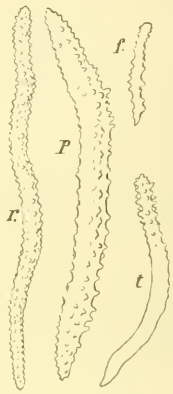
Die Spicula, in ihrer Anordnung an die von *Alcyonium* erinnernd, bieten im Einzelnen viel Eigenthümliches (Fig. 22 u. Tafel 25 Fig. 1 u. 2). In den Fiedern, die vordersten und hintersten Paare ausgenommen, liegen je 2 etwas plattgedrückte, 0,25—0,30 mm lange Nadeln mit geringen conischen Erhebungen (Fig. 21 u. 22 *f*). Die Außenwand der Tentakel ist an der Endhälfte ganz frei von Kalkkörpern, und erst weiter hinten finden sich wenige, wagrecht liegende fast cylindrische Nadeln (0,3—0,5 mm lang), die meistens in der

Mitte ziemlich glatt und nur an den Enden mit Warzen versehen sind. Auf diese folgen von der Mitte nach außen und vorn gerichtete (Fig. 21 u. Fig. 22), in 3—5 Paaren angeordnete, etwas gekrümmte oder geknickte Nadeln von 0,5—0,6 mm Länge, plumper Gestalt und am medialen Ende mit konischen Höckern besetzt. In der Basis der Tentakel, durch ihr orales Ende die Stelle markirend,

Fig. 21.

Daniela Koreni.
Schema der Nadelanordnung im Tentakel und dem oralen Teil des Polypen.

Fig. 22.



Daniela Koreni.
Spicula aus: *f* Fiedern, *t* Tentakel, *r* Ring, *p* Polypenwand. Vergr. von *r* u. *p* 25fach, *f* u. *t* ca. 50fach.

wo sich diese nach innen umschlagen können, liegen, etwas schief zur Längsachse gestellt, mehrere größere (1,0—1,8 mm lang), schlanke, am oralen Ende verdickte, häufig etwas gebogene Spicula mit kurzen conischen Höckerchen, welche in der Mitte niedriger sind oder auch ganz fehlen können. Hierauf folgt ein mächtiger Nadelring, dessen Elemente von verschiedener Größe (1—2 mm), ziemlich schlank, dabei mehrfach gebogen und mit kleinen, aber dicht stehenden Warzen bedeckt sind (Fig. 22 *r*). Während die Ringnadeln sich ziemlich gleichmäßig über den ganzen Umfang des oralen Theils der Polypenwand erstrecken, sind die weiter zurückliegenden Kalkkörper nur auf der Seite der Polypen, welche dem Stamm oder Ast abgekehrt ist, entwickelt. Sie stellen kräftige, der Hauptachse der Polypen parallel gerichtete, reichwarzige Stäbe dar, mit conisch zugespitzten oft aber auch gespaltenen Enden, die nicht selten gekrümmt sind (Fig. 22 *p*). Diese basalen Spicula der Polypen gehen ohne scharfe Grenze in die des Cönosarks über und sind dort ebenfalls nur an der Außenseite zahlreicher und stärker, während sie an

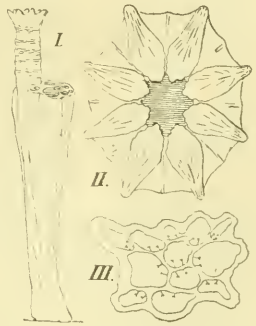
den einander zugewendeten Seiten der Aste ganz fehlen oder durch kleine, ziemlich gerade und fast glatte Nadeln ersetzt sind. Im Ösophagus konnte ich keine Kalkkörper finden.

Über Lebensweise, Fortpflanzung etc. ist mir nichts bekannt geworden. Die bis jetzt gefundenen Exemplare stammen alle aus größerer Tiefe.

Cereopsis Studeri nov. sp.

Von der Gattung *Cereopsis* Kent, die nach Studer mit *Nidalia* Gray und *Itephitrus* W. Koch identisch ist, war bisher keine Art aus dem Golf bekannt, und auch jetzt liegt mir nur ein einziges, hier in einer Tiefe von ca. 100 m gefundenes Exemplar vor. Dieses Stück (Fig. 23) stimmt in vieler Beziehung mit der Studer'schen Beschreibung von *C. atlantica* St. überein[1], jedoch finde ich in der Polypenwand nicht winkelig gebogene sondern gerade Nadeln. Da auch die Formverhältnisse etwas abweichen und über die Nadeln der Tentakel von Studer keine Angaben vorliegen, so habe ich einstweilen einen neuen Speciesnamen gebraucht und halte mich bei der nachfolgenden Beschreibung ganz an das mir vorliegende Exemplar.

Fig. 23.



Cereopsis Studeri.
I. Busch mit nur einem Polypen, die übrigen sind abgerissen. II. Ansicht eines Polypen von oben, die Tentakel sind stark contrahirt und eingeschlagen. III. Querschnitt des Stammes. Nur die Hauptsepten sind eingezeichnet.

Der sterile Theil bildet einen abgestumpften Kegel, dessen kleinere, etwas lappige, ausgezogene Endfläche festsaß, während die größere die Polypen trägt, von denen nur noch einer vollständig erhalten, die anderen aber wohl durch Schütteln beim Transport abgerissen sind. Die frei hervorragenden, oralen Polypenenden sind ca. 1 cm lang und 3 mm dick, die stark contrahirten Tentakel nach der Mundöffnung zu scharf umgeknickt. Ihre Wandung ist dünn und jetzt gelblich gefärbt. Der Stamm ist dickwandiger, starr, von gelbröthlicher Färbung, mit wenig entwickelter

[1] Studer hält *C. speciosus* W. Koch für identisch mit *C. atlantica* Studer. Mir scheint der Satz Koch's: »Kalkkörper stützen die Kelche, in welchen sie der Längsachse parallel fast bis zum Rande eingelagert sind«, dagegen zu sprechen.

Bindesubstanz im Inneren. Die Polypenhöhlen vermindern sich von dem oralen Ende nach der Basis zu allmählich auf 4, deren Zusammenhang mir nicht deutlich genug wurde, um das relative Alter der einzelnen Polypen erschließen zu können.

Die Gestalt und Größe der farblosen Kalkkörper ist in den einzelnen Körperabschnitten verschieden. Die Anordnung der Tentakelspicula ist wegen der starken Contraction der Tentakel ziemlich schwierig zu ermitteln, doch glaube ich kleine oft unregelmäßige, spitzhöckerige Körperchen (Fig 6 *f*) von ca. 0,1 mm Länge den Fiedern zurechnen zu müssen. Größere (bis 0,6 mm lang) meist plumpe, häufig gekrümmte, warzige Nadeln liegen im Tentakelrücken fiederförmig angeordnet, und auf diese folgen bis zur Umknickungsstelle wieder etwas kleinere und schlankere, jetzt dicht gedrängte Spicula. Jenseits der Einknickungsstelle, diese conisch hervortreibend, befinden sich längsgerichtete, etwas gegen einander geneigte, ca. 0,8 mm lange, warzige Spindeln, die in schwachem Bogen gekrümmt sind. Unterhalb dieser, in der Polypenwand, liegen eine Anzahl von nicht scharf getrennten Nadelringen, von denen der erste am meisten oral gelegene die größten 0,8—0,9 mm langen, der letzte kleinere, schlanke nur 0,25 mm lange Nadeln enthält. Auf die Ringe, von ihnen nicht deutlich geschieden, folgt nun ein an Spicula armer Abschnitt der Polypenwand, und erst an der Übergangsstelle in das Cönosark treten wieder kräftigere, längsgerichtete, hochwarzige Spindeln auf, die mit den Kelchnadeln anderer Alcyonarien zu vergleichen sind, und denen sich ganz ähnliche im Cönosark anschließen. Letztere, im Inneren nur sparsam und kleiner, stehen dicht in der Rinde und erreichen an der Basis des Stammes eine Länge von 1 mm. Im Ösophagus liegen schlanke, kleine Nadeln.

Fig. 24.

Cereopsis Studeri. Vergr. ca. 50fach.

Über Lebensweise und Fortpflanzung ist mir nichts bekannt.

Paralcyonium elegans M. E.

Die Gattung *Paralcyonium* nebst einigen nahen Verwandten nimmt innerhalb der Alcyonien eine eigene Stellung ein, welche durch die Art, wie die Polypen geschützt werden, bedingt ist. Bei den übrigen Alcyoniden, eben so wie bei den Gorgoniden und Penna-

tuliden werden die zarteren Theile der Polypen, Tentakel, Mundscheibe und häufig noch ein mehr oder weniger großes, orales Stück, wenn sie nicht durch Einlagerung von Kalkkörpern zu sehr gesteift sind, dadurch vor äußeren Angriffen sicher gestellt, dass sie in den basalen Polypentheil respective in das Cönosark mehr oder weniger tief eingezogen werden können. Bei *Paralcyonium* ist nun dieses Einziehen der Einzelpolypen sehr reducirt, und ein vielleicht noch ausgiebigerer Schutz wird dadurch erreicht, dass sich ein die Polypen tragender Theil eines Busches in den anderen sterilen einstülpt. Dieser Einstülpungsmodus setzt einen Gegensatz des einstülpbaren und des aufnehmenden Theiles voraus; ersterer ist dünnhäutig, außerordentlich contractil und verhältnismäßig arm an Kalkkörpern, letzterer, wie leicht begreiflich der basale, dagegen ist fest, reich an Kalkkörpern und daher nur wenig contractil. — Eine weitere Eigenthümlichkeit der Colonien von *Paralcyonium* sind die stolonenartigen Fortsätze, welche die einzelnen Büsche mit einander verbinden [1].

Die einzelnen Colonien weichen je nach Alter und Aufenthalt im Aussehen ziemlich weit von einander ab. Die Farbe geht von zartem Rehbraun, das bei ausgestreckten Exemplaren fast ganz verschwindet, bis in ein dunkles Braun oder Braungrau, und zwar findet sich letzteres häufig bei kleinen Büschen. Der Mundrand leuchtet bei auffallendem Licht lebhaft grün. Die farblosen Spicula erscheinen als weiße Zeichnungen. — Die kleinsten Büsche von 3—5 Polypen findet man zuweilen einfach, ohne basale Fortsätze; sie haben in diesem Zustand einige Ähnlichkeit mit jungen Alcyonien, doch fällt sogleich auf, dass sich nach einem Reiz die Polypen beim Einziehen immer gleichzeitig contrahiren und sich das umgebende Cönosark in Form einer Falte über sie zusammenlegt. Größere Büsche von 10, 12 und mehr Polypen stehen meist in Reihen auf Stolonen, und die Polypen sind einander gleichgestellt. Erst bei größeren Büschen, die bis 20 cm lang werden, sind die vorher einfachen Polypen zu Zweigen geworden, welche 2—10, auch wohl noch mehr ziemlich regelmäßig in 2 Reihen angeordnete, secundäre Polypen tragen. —

[1] C. Viguier Études sur les animaux inférieurs de la Baie d'Alger. in: Arch. Z. Expér. (2) Tome 6. 1888. p. 351 ff.) hat sich veranlasst gesehen, wegen dieser Art der Colonienbildung aus *Paralcyonium* und einer von ihm neu aufgestellten Gattung *Fascicularia*, die mir kaum von der ersteren trennbar erscheint, eine eigene Familie zu bilden. Analoge Bildungen kommen übrigens bie *Alcyonium coralloides*, *Bebryce* und *Telesto* vor.

Die Tentakel haben bis 20 Paar conische Fiedern, deren Spitze durch Ansammlung von Nesselkapseln etwas knopfförmig verdickt ist. Das Schlundrohr ist braun und scheint niemals Kalkkörper zu besitzen. Die Geschlechtsorgane finden sich tief unten an den Paries und sind wegen ihrer hellen Farbe leicht durch die Wandungen, selbst des sterilen Abschnittes zu erkennen. Der basale, sterile Theil und die Stolonen sind stachelig und häufig mit Fremdkörpern besetzt.

Die Kalkkörper sind nur in den Polypenköpfchen und in dem sterilen Theil der Polypen gut entwickelt. In der Tentakelbasis sind es kurze (0,15—0,2 mm lang) und breite (0,04) an beiden Enden stumpf abgestutzte, glatte Körperchen (Fig. 25 *t*), an der Anheftungslinie der Paries 1—3 schlanke ca. 0,5 mm lange Nadeln (Fig. 25 *pa*). An der Einknickungsstelle der Tentakel liegen dicht neben einander mehrere (ca. 0,6 mm lang), stumpf spindelförmige Spicula, an welche sich weiter nach hinten etwas größere, plumpere anschließen, die einen Ring oder Gürtel bilden (Fig. 25 *r*). Sie sind häufig abgestutzt und fast ganz glattrandig. In der Polypenwand sind Nadeln sehr unregelmäßig vorhanden und können oft fehlen. Meist liegen sie in kleinen Gruppen an den Abgangsstellen der Polypen von den Zweigen oder dem Stamm. Die Spicula der Wandung des sterilen Theiles sind plump, oft mehrfach gebogen, auch gespalten und sonst unregelmäßig, immer aber nur mit ganz kleinen Höckerchen versehen. Ihre Länge erreicht bei großen Exemplaren in den basalen Theilen 5 mm.

Fig. 25.

Paralcyonium elegans. Vergr. ca. 25fach.

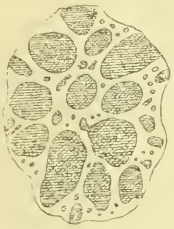
Die Eier sind von gelblich oder röthlich weißer Farbe, werden wahrscheinlich schon im Mutterleib befruchtet und dann in großer Anzahl auf einmal ausgestoßen. Nach der Furchung verwandeln sie sich in Larven von der gleichen Farbe, die später sehr schlank, fast cylindrisch werden, schließlich sich festsetzen und in kleine Polypen verwandeln.

P. elegans ist im Golf viel verbreitet, setzt sich gern auf harte Gegenstände und bedarf zu seinem Gedeihen einer gewissen Tiefe.

Corallium rubrum Lam.

Die Edelkoralle schließt sich, abgesehen von dem Achsenskelett, in ihrem anatomischen Bau nahe an die Alcyonien an (Fig. 26). Die Colonien sind baumförmig, vielfach verästelt, die Polypen ziemlich gleichmäßig über die ganze Oberfläche zerstreut. Letztere kommen in 2 Formen vor: vollkommen ausgebildete, mit Tentakeln von dem gewöhnlichen Bau; und viel kleinere unvollkommen entwickelte ohne Tentakel, aber mit 8 Paries versehene »Zooiden«. Diese finden sich sehr verschieden häufig, an manchen Büschen sind sie viel reichlicher vertreten als die ausgebildeten Polypen, in anderen seltener, und manchmal scheinen sie ganz zu fehlen. — Die Farbe des Cönosarks ist durch die Harttheile roth,

Fig. 26.



Corallium rubrum. Schnitt durch die Spitze über dem Ende des Achsenskelettes.

Fig. 27.

Corallium rubrum. Querschnitt durch die Spitze eines Astes. Innen Achsenskelett.

Fig. 28.

Corallium rubrum. Spicula. Vergr. ca. 100fach.

die Polypen sind farblos und erscheinen im zusammengezogenen Zustand als weiße Punkte. Die Tentakel werden beim Einziehen ähnlich wie die von *Rhizoxenia* umgestülpt.

Die lebhaft gelbrothen Spicula, welche in der Regel auf das Cönosark beschränkt sind, kann man auf eine Grundform zurückführen, die durch einen Stab mit 2 Kränzen von je 3 alternirenden Warzen dargestellt wird. Das Achsenskelett besteht aus einer fast farblosen, nur in dickeren Schichten rothen krystallinischen Kalkmasse, in die regelmäßig Spicula eingelagert sind (Fig. 8 u. 28).

Die Entwicklung der Edelkoralle ist ziemlich genau erforscht. Die Befruchtung findet innerhalb der Polypenhöhlung statt, und in der Regel verlassen erst die bewimperten Larven den Mutterleib, seltner werden schon die in Furchung befindlichen Eier ausgestoßen. Die Larven sind fast ganz weiß und schließen sich ganz an die der

Alcyonien an. Das Vorkommen von *Corallium* ist wegen dessen Verwendung zu Schmuckgegenständen ziemlich eingehend studirt. Einzelne Bänke finden sich im Golf von Neapel und liefern unter Anderem auch das Material für die Zoologische Station.

Darmstadt, den 15. October 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 25.

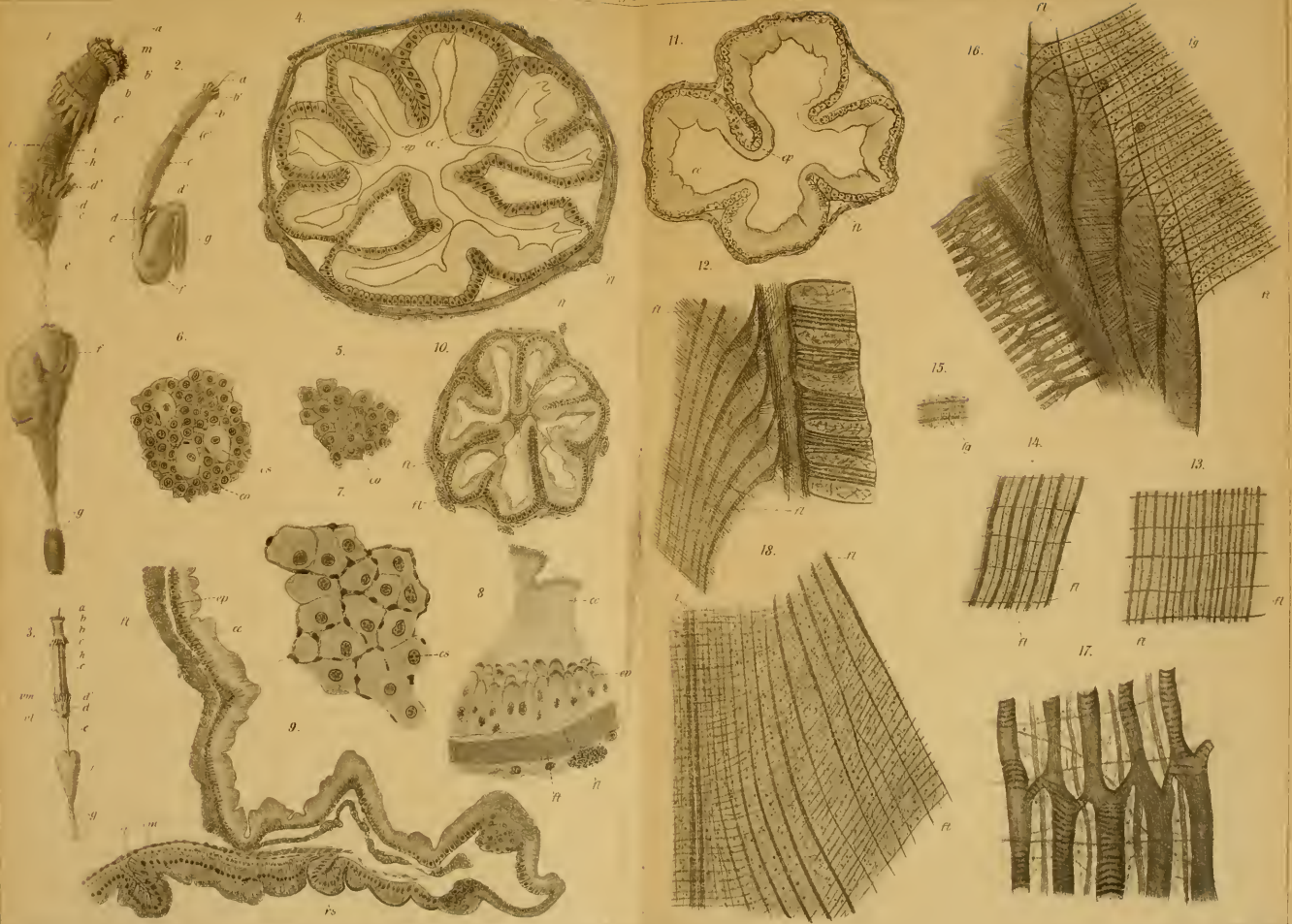
Es wurde versucht, auf dieser Tafel den Habitus der Kalkkörper besser wiederzugeben als es durch Zeichnung möglich ist. Zu diesem Zweck wurden die Spicula durch vorsichtige Behandlung mit unterchlorigsaurem Natron isolirt, auf einem Objectträger ausgebreitet und dann bei auffallendem Licht photographirt[1]. Die Vervielfältigung geschah durch Lichtdruck.

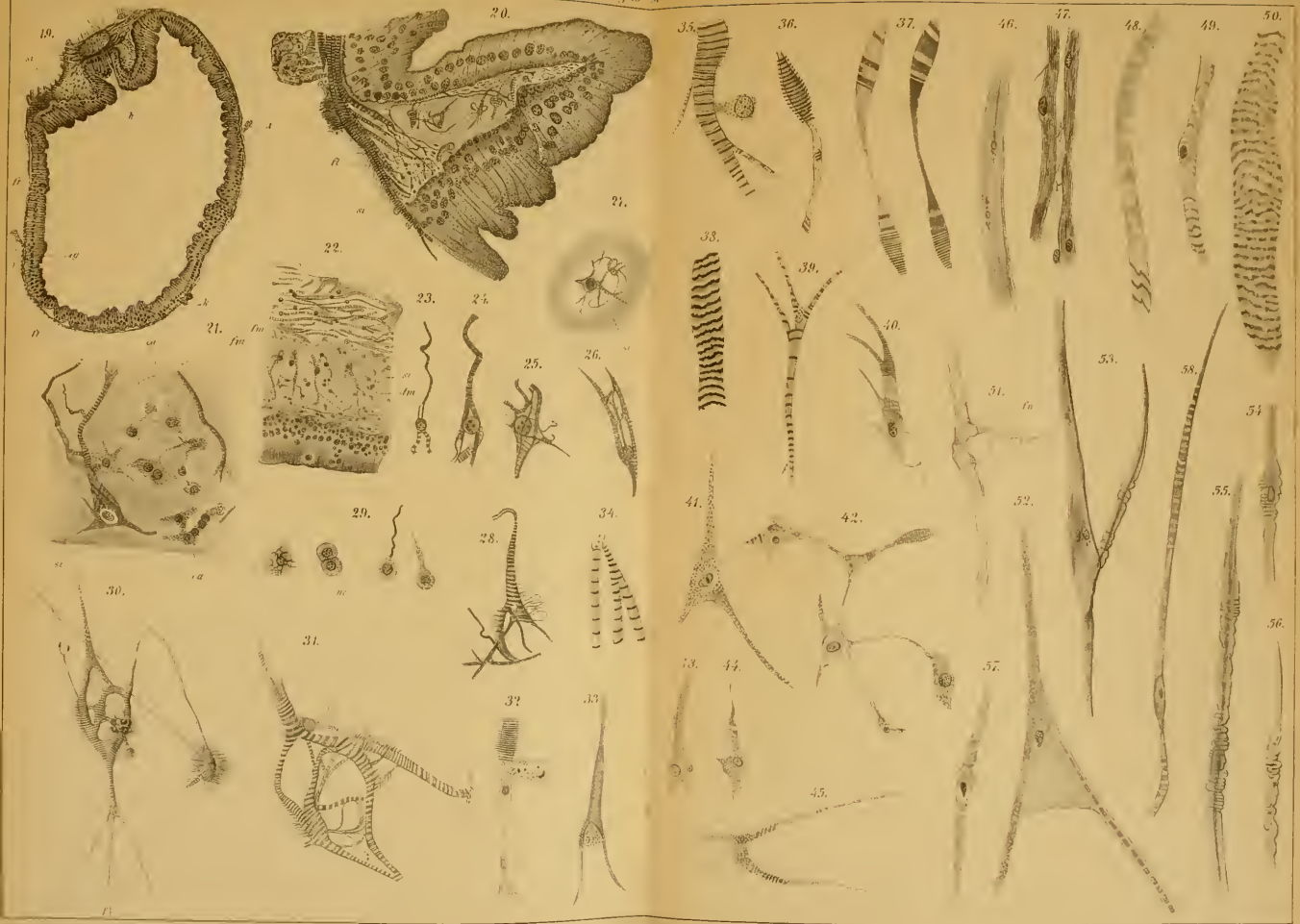
Fig. 1 und 2. Scleriten von *Daniela Koreni* G. v. Koch. Vergr. ca. 10fach. 1. aus den Tentakeln und dem oralen Polypentheil (oben am Rande eine charakteristisch gebogene Ringnadel). 2. aus dem basalen Polypentheil und dem Cönosark.

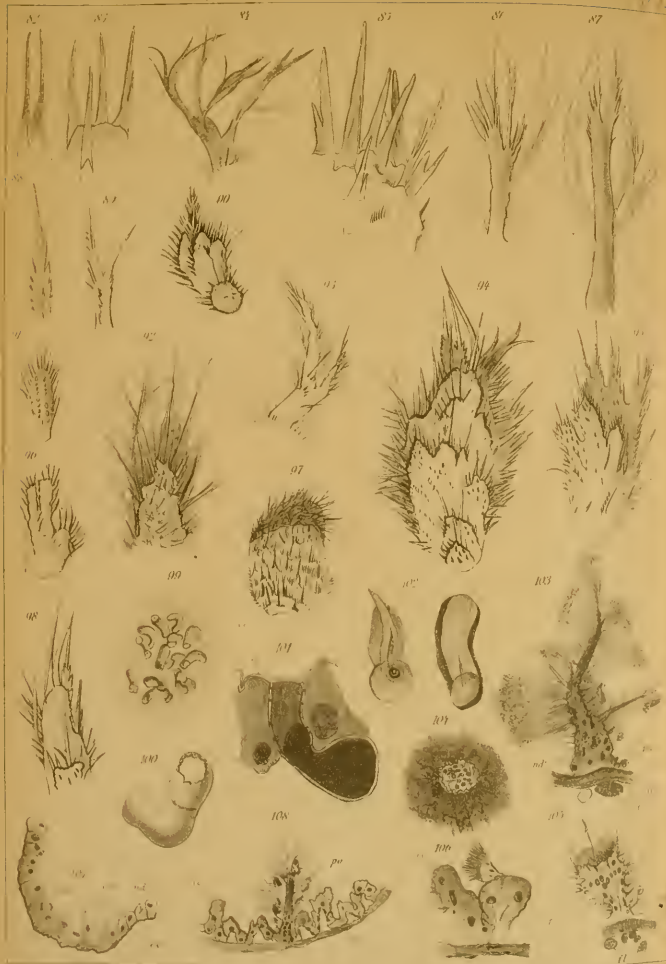
- 3—5. Scleriten von *Clavularia ochracea* G. v. Koch. Vergr. ca. 30fach. 3. aus den Tentakeln und der oralen Polypenhälfte (aus den Tentakeln nur wenige kleine, vgl. Text). 4. aus der basalen Polypenhälfte und den Stolonen. 5. aus den Stolonen, etwas mehr isolirt.
- 6—9. Scleriten von *Clavularia Marioni* G. v. Koch. Vergr. 30fach. 6. aus den Tentakeln und einem kleinen Theil des oralen Polypenendes. 7. aus den Tentakeln, stärker vergrößert. 8. aus der Mitte der Polypenwand. 9. aus der basalen Polypenhälfte und den Stolonen.

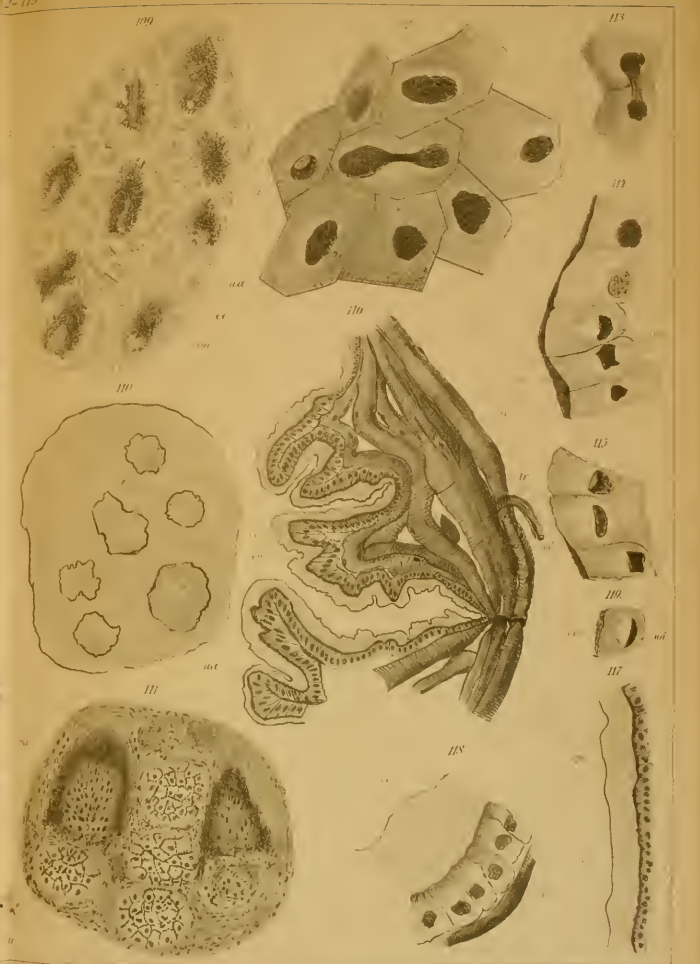
[1] Zur Herstellung von ähnlichen Photographien genügt sehr geringe Übung und ein einfacher Apparat. Ich habe einen solchen benutzt, der in der Fabrik von Dr. Krügener in Frankfurt (Bockenheim), einer rühmlich bekannten Bezugsquelle photographischer Apparate, angefertigt ist.

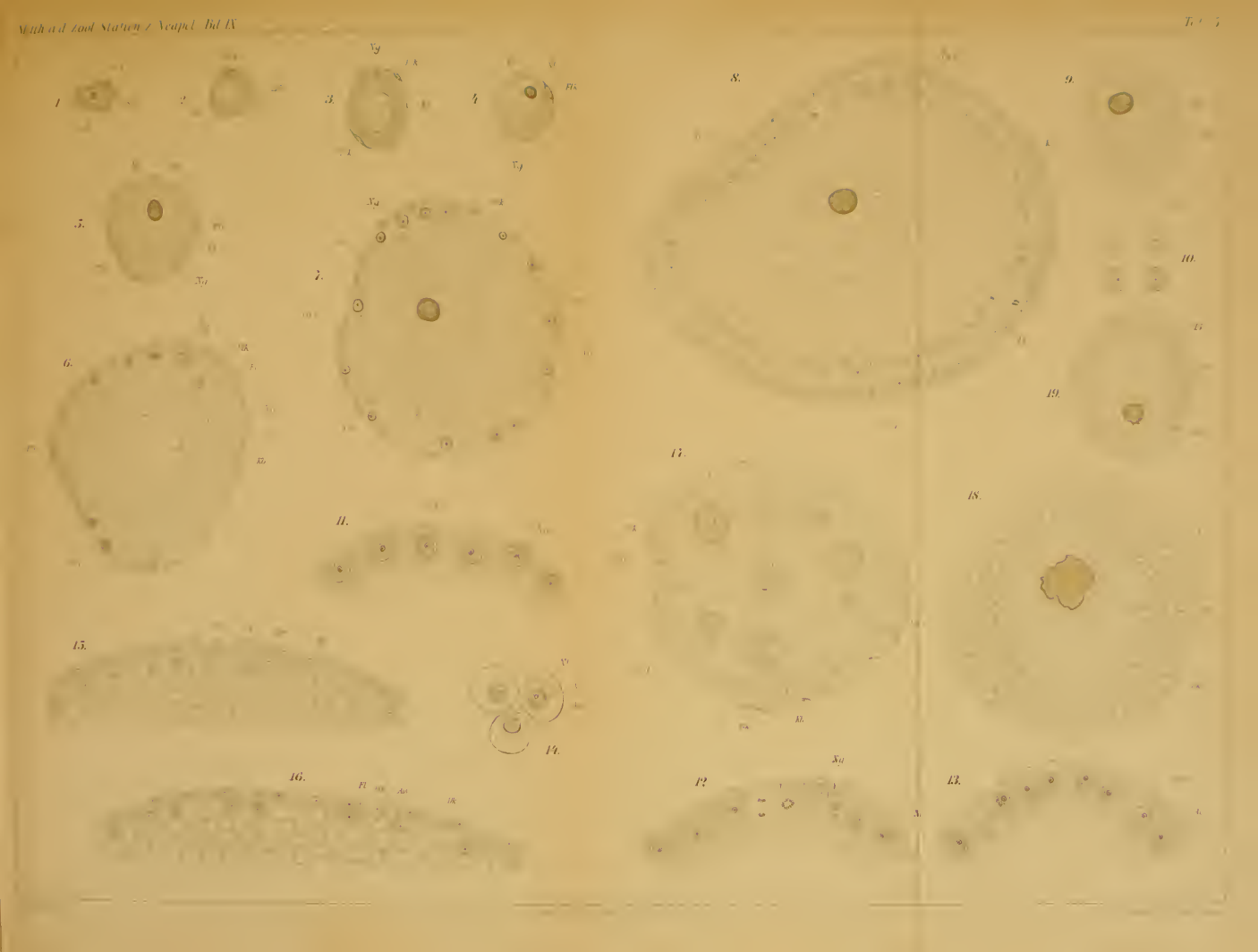
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

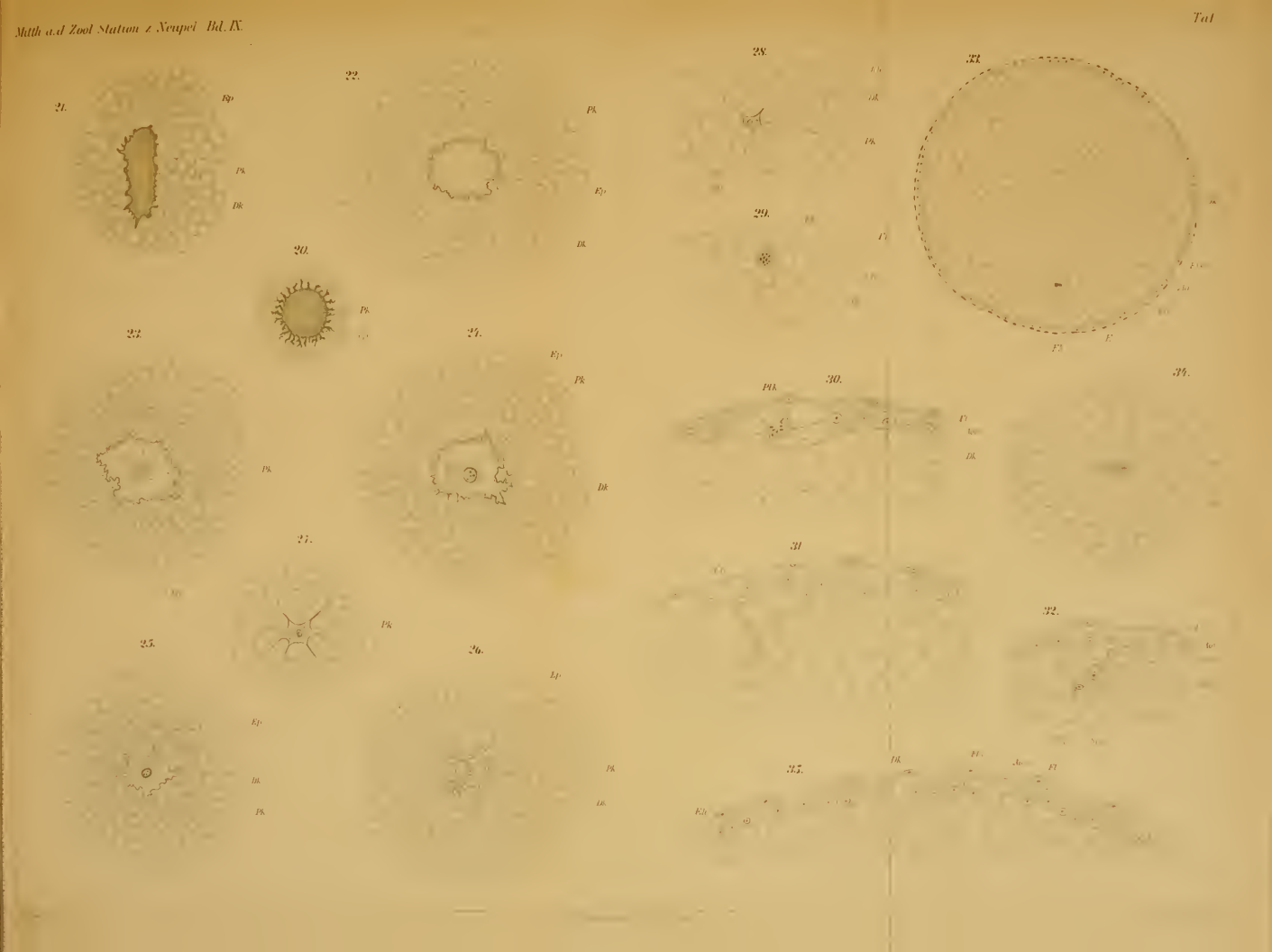

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.


19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
55.
56.
57.
58.

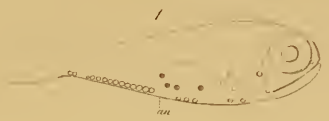


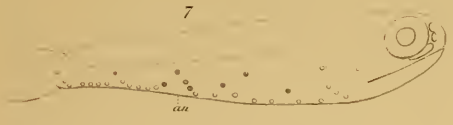


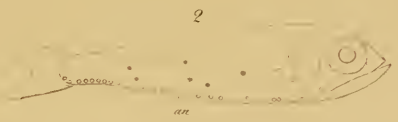

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.

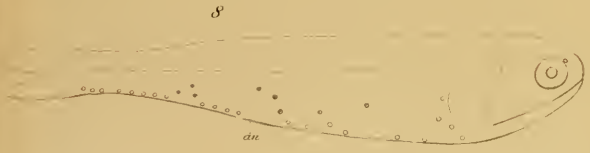

21.
Ep
Pk
Dk
22.
Pk
Ep
Dk
20.
Pk
23.
Pk
24.
Ep
Pk
Dk
27.
Pk
25.
Ep
Dk
Pk
26.
Ep
Pk
Dk
28.
Dk
Pk
29.
30.
Plk
Dk
31
32.
33.
Dk
Fl
34.
Fl
E

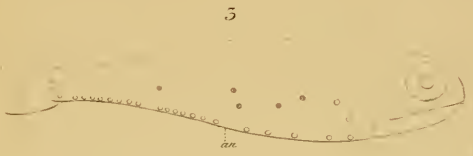
6
pt
a
an

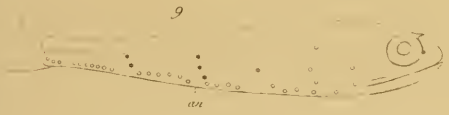

1
an


7
an


2
an

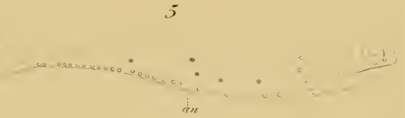

8
an


3
an

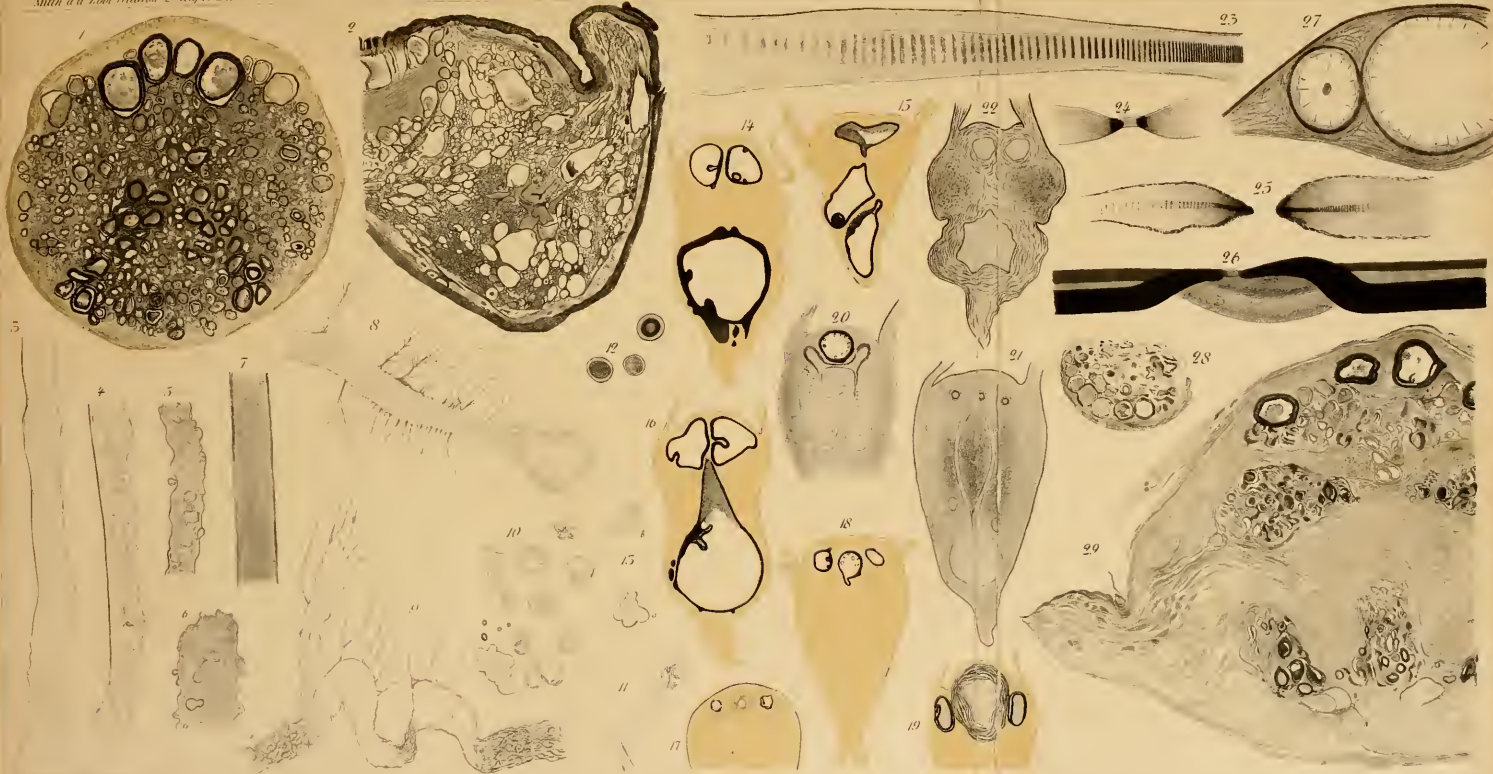

9
an

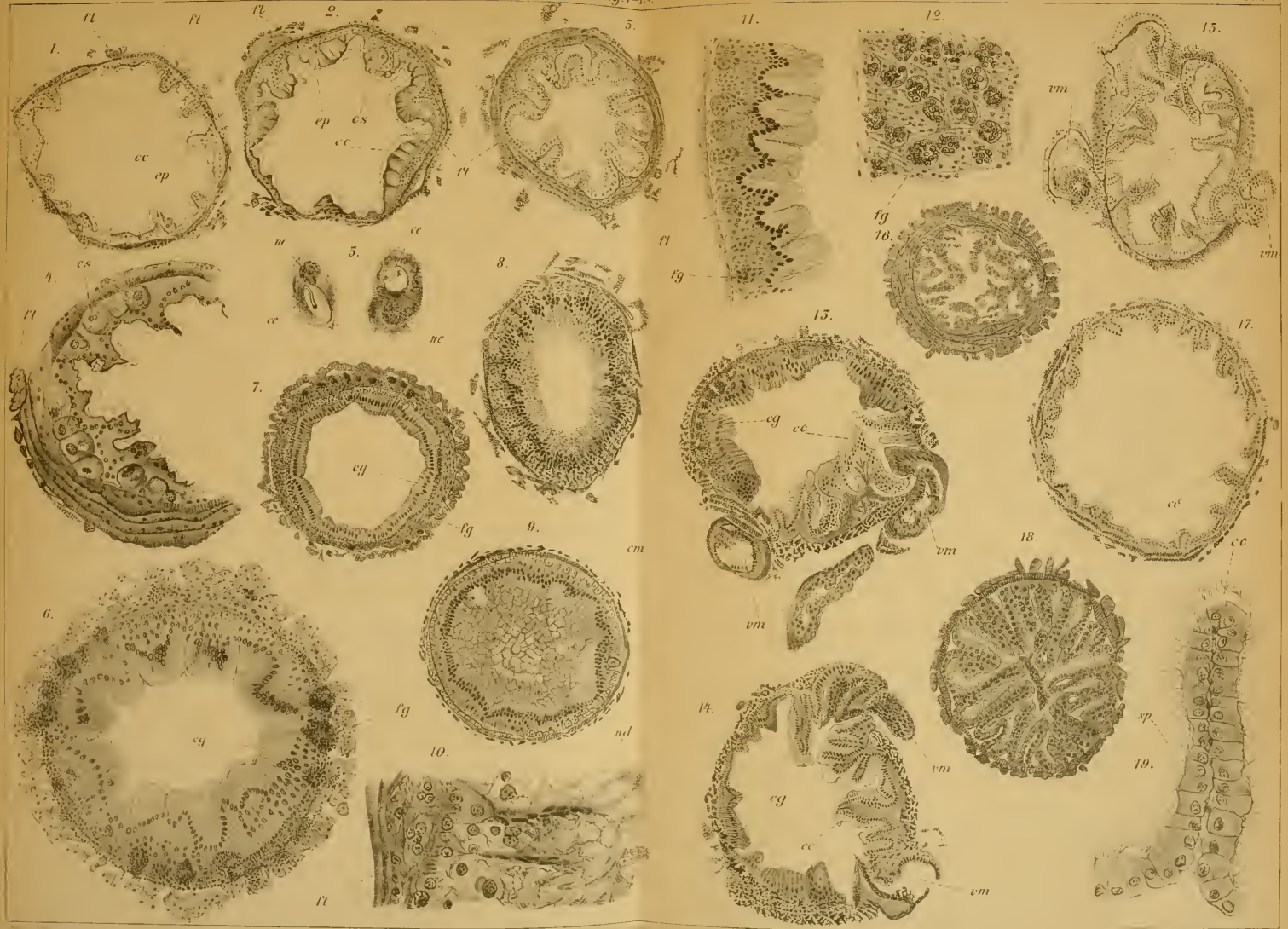
4
an

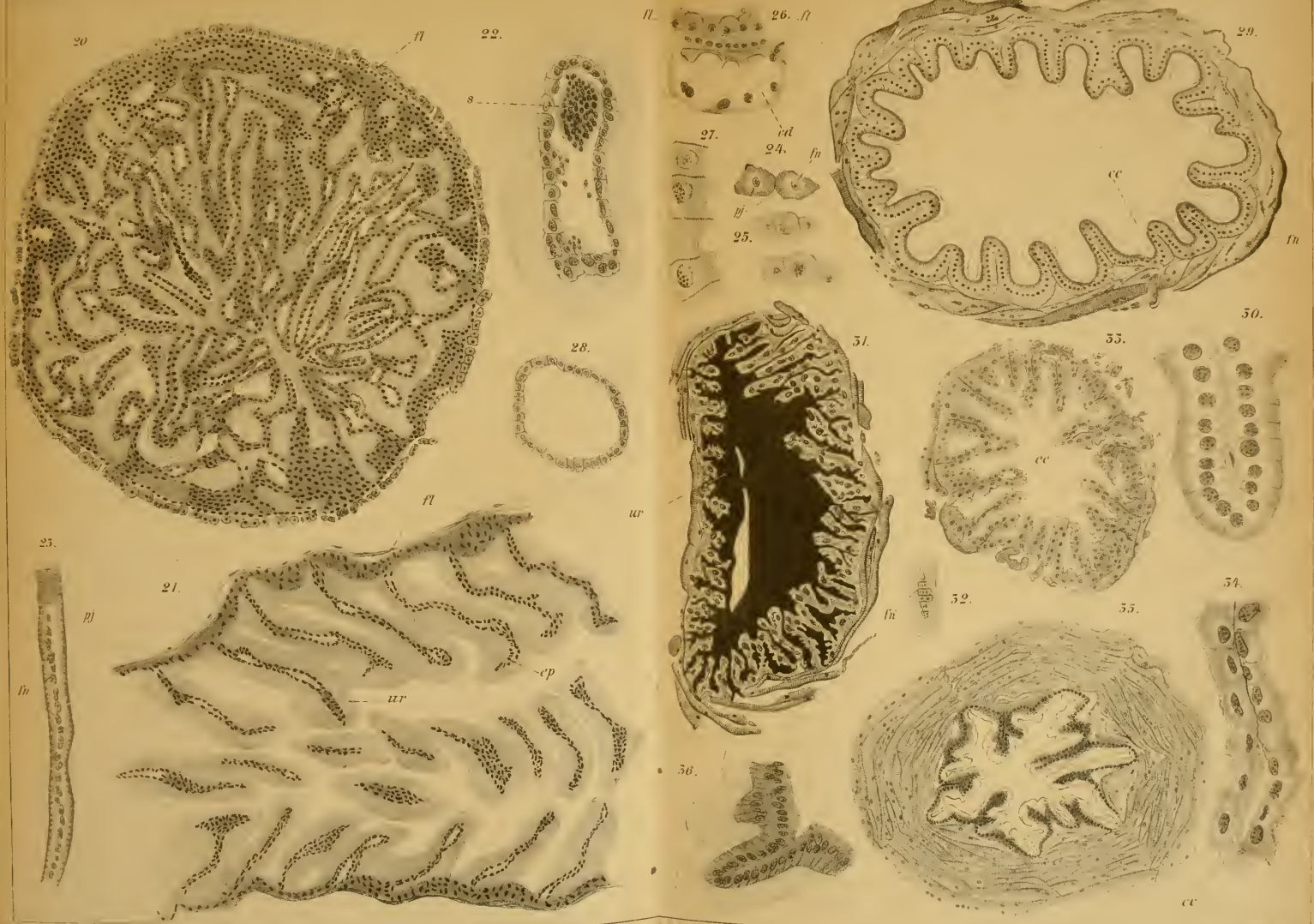
10
an


5
an

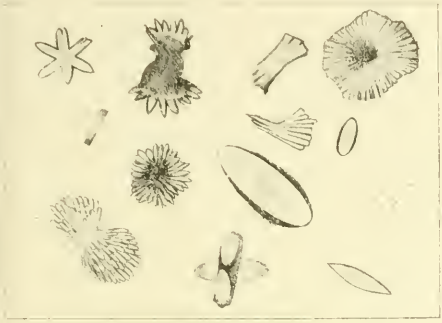
11
an


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29

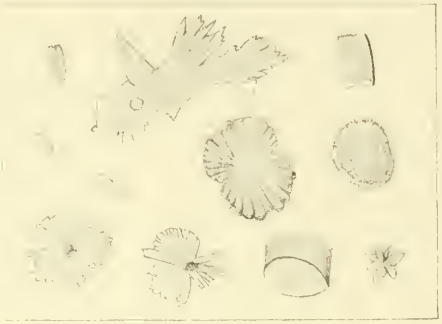

1.
ft
ep
cc
2.
ep
es
cc
ft
3.
ft
4.
es
ft
5.
mc
cc
ce
mc
6.
eg
ft
7.
eg
fg
8.
9.
cm
fg
nd
10.
11.
ft
fg
12.
fg
13.
eg
cc
vm
vm
14.
eg
cc
vm
15.
vm
vm
16.
17.
cc
18.
19.
sp


20
fl
22.
s
fl
26.
fl
ed
27.
24.
fn
pj
25.
29.
cc
fn
28.
31.
33.
30.
cc
fl
ur
23.
pj
fn
21.
cp
ur
fn
32.
35.
34.
36.
cc

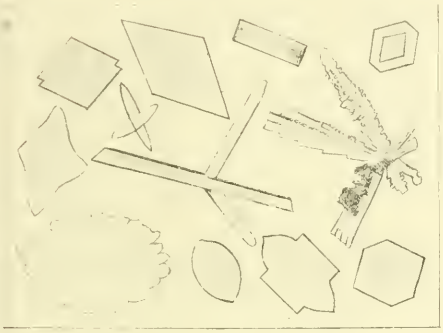
37



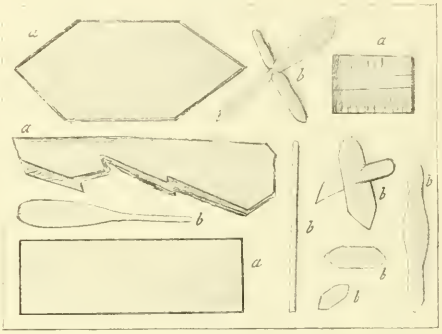
38



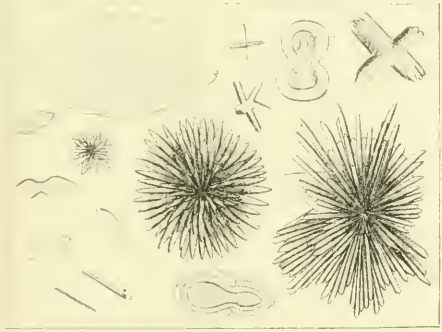
39



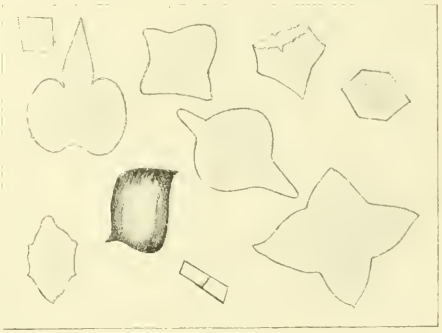
40



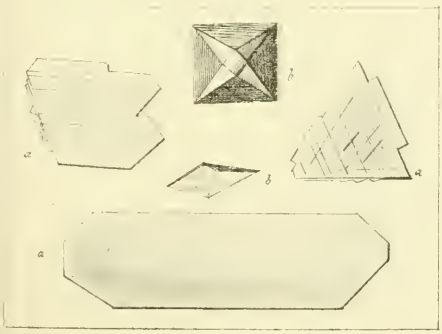
41



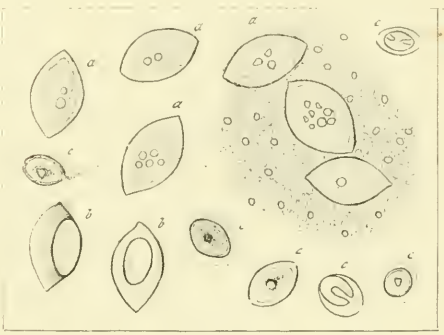
42



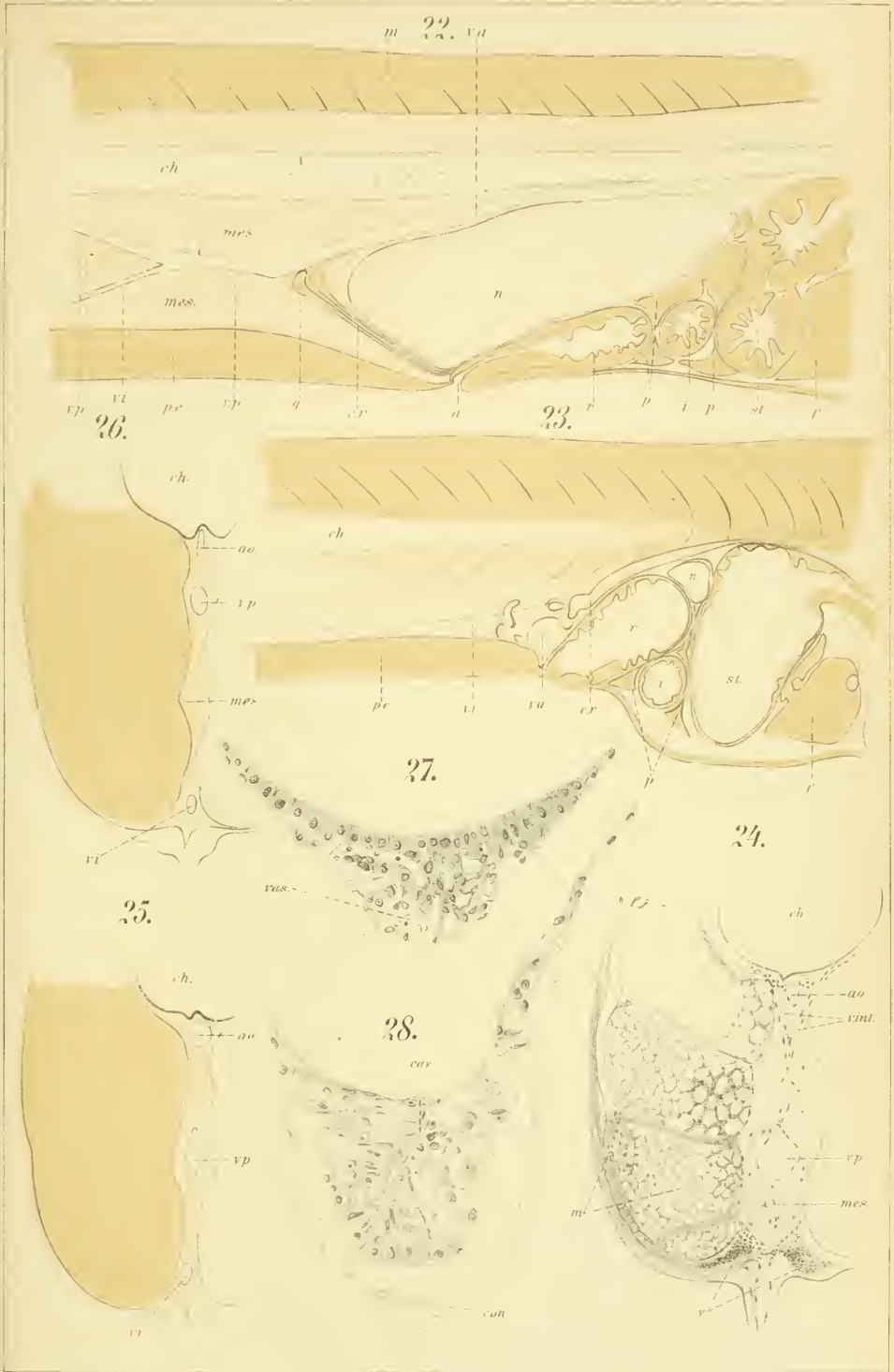
43



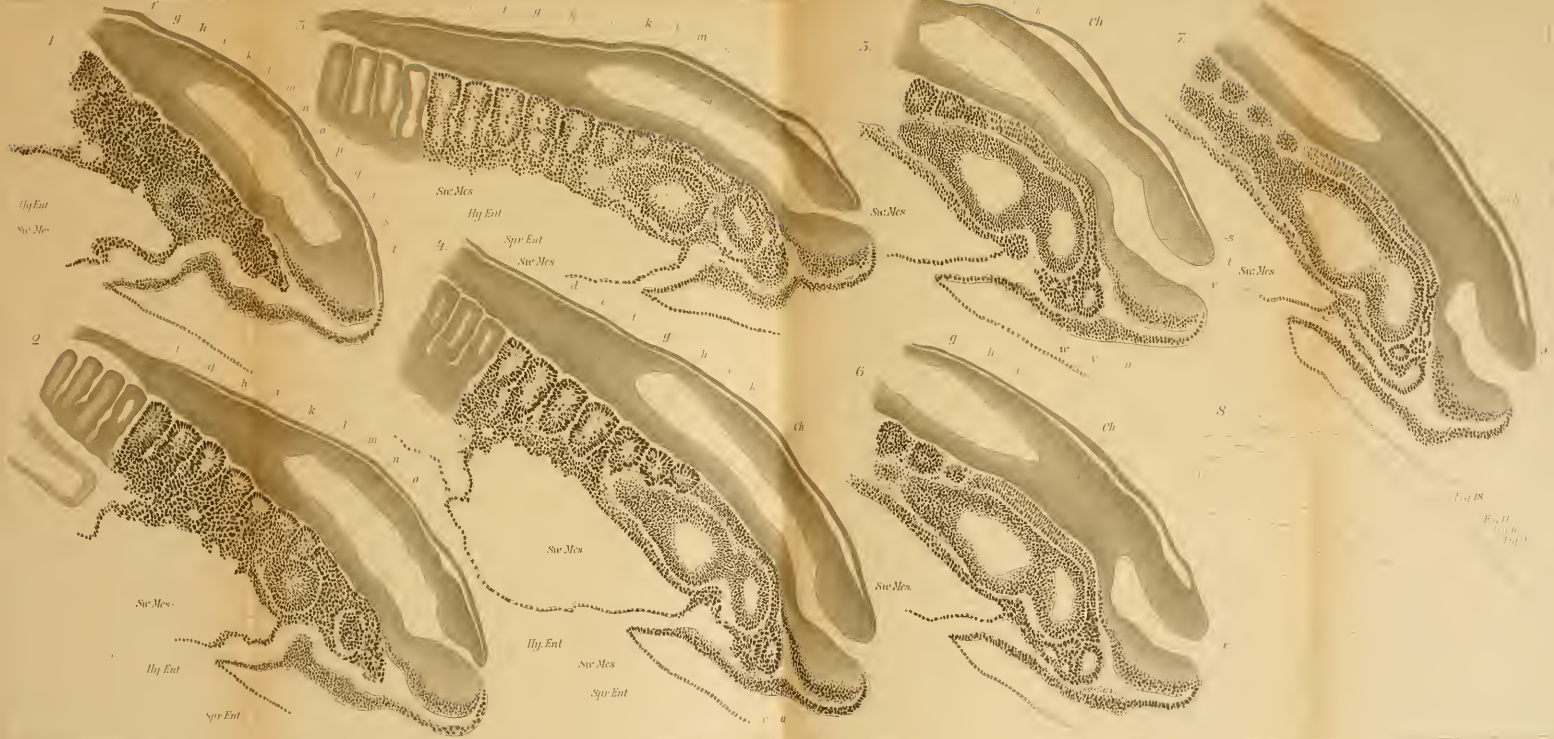
44

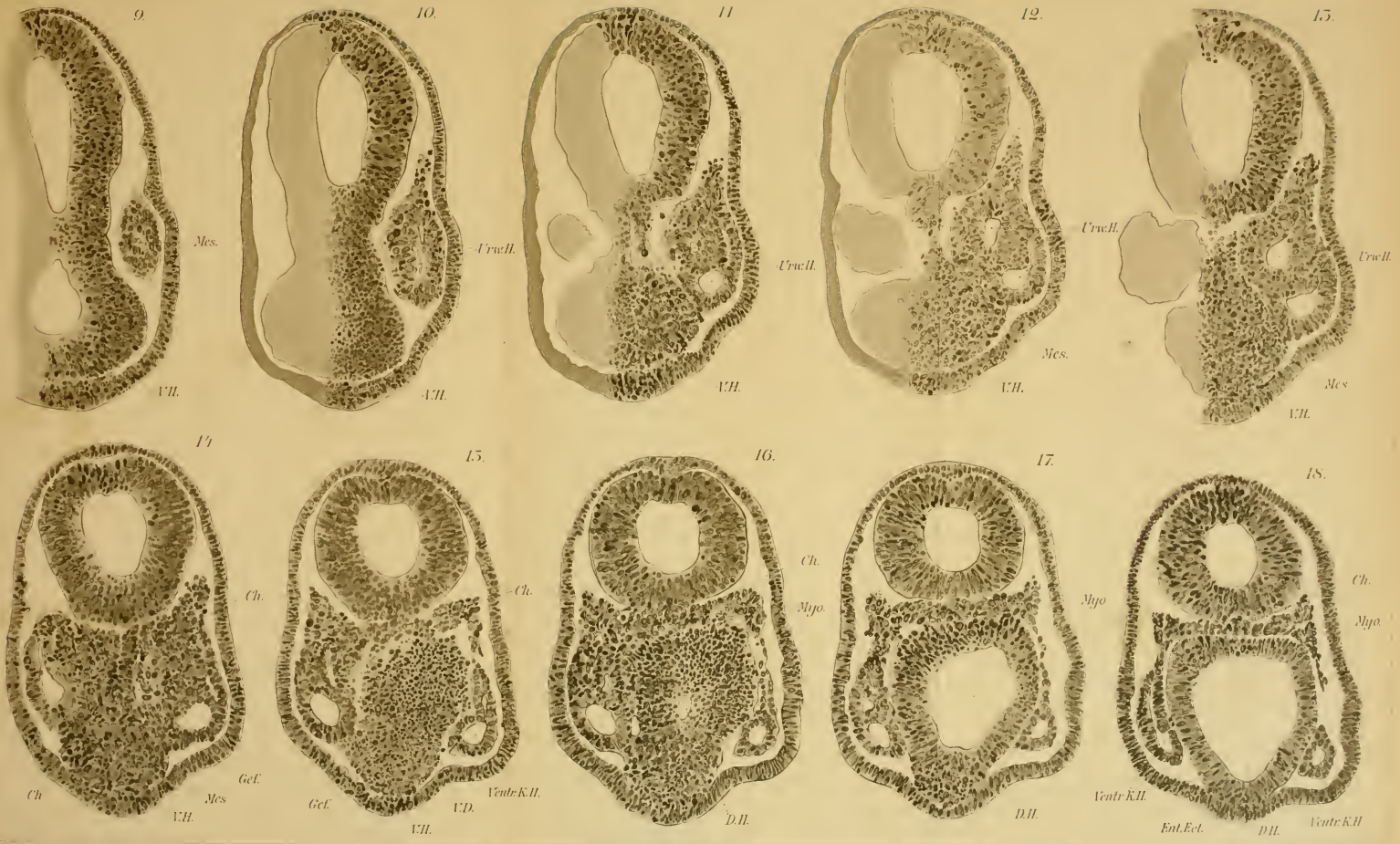


Verl. v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
Lith. Anst. v. C. A. Funke, Leipzig.



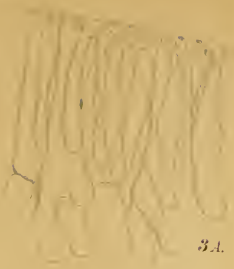
Verlag v.H.Friedländer & Sohn, Berlin.


1
2
3
4
5
6
7
8
Hy.Ent
Sup.Mes
Spr.Ent
Ch


9.
Mes.
VH.
10.
UrwH.
VH.
11
UrwH.
VH.
12.
UrwH.
Mes.
VH.
13.
UrwH.
UrwH.
Mes
VH.
14
Ch.
Ch
Mes
VH.
15.
Ch.
Gef.
VentrKH.
VD.
VH.
16.
Ch.
Myo.
D.H.
17.
Myo
D.H.
18.
Ch.
Myo.
VentrKH.
Ent.Ect.
D.H.
VentrKH

1.

2.



3 A.

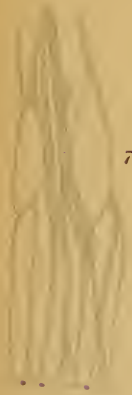
4.

3 B.

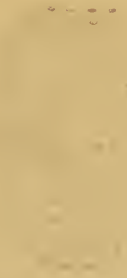
5.

6.

7.

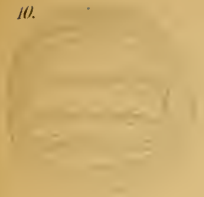


8.



9.

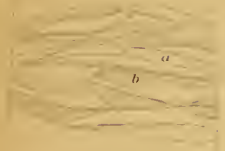
10.



12.

13.

11.



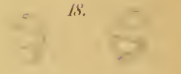
15 A.

14.

15 B.

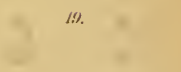
16.

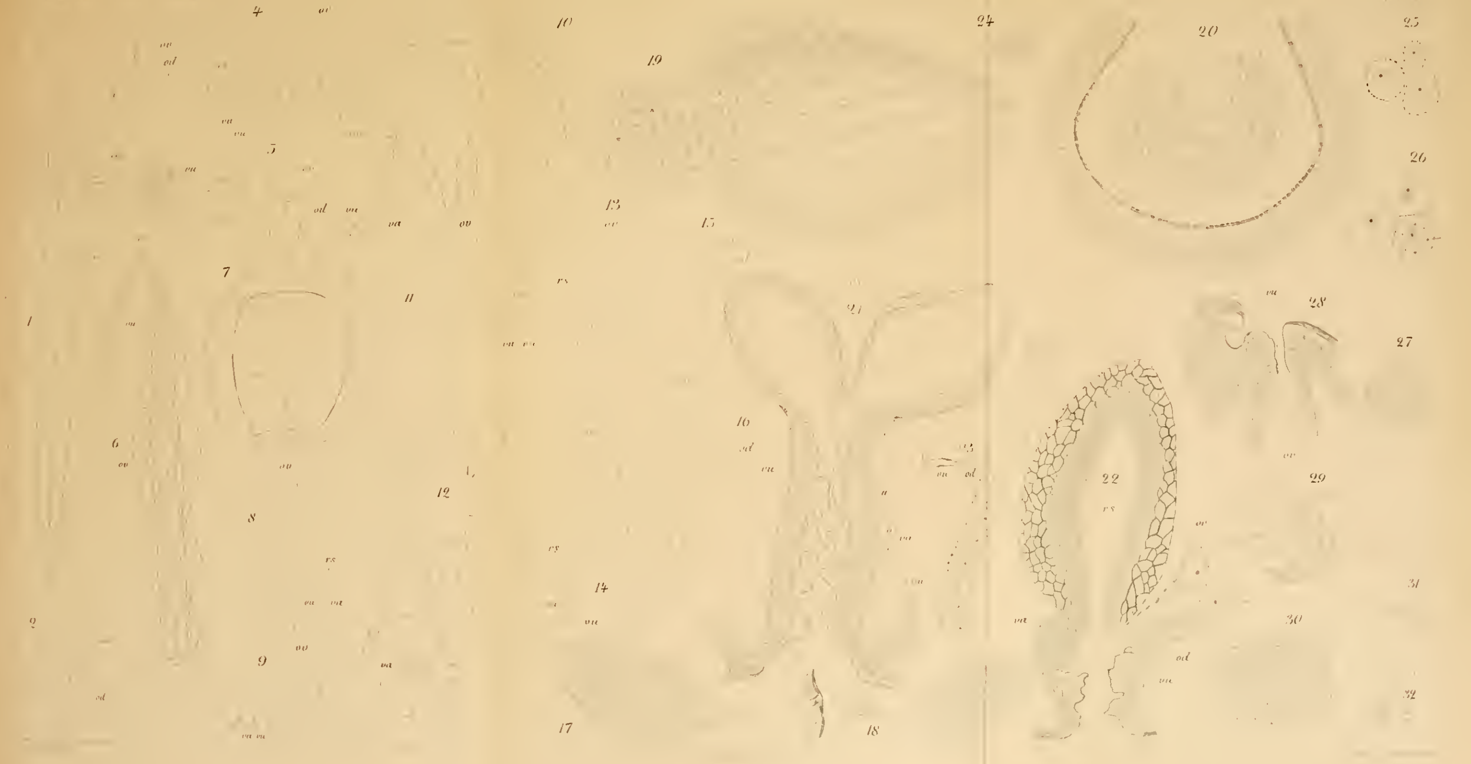
18.

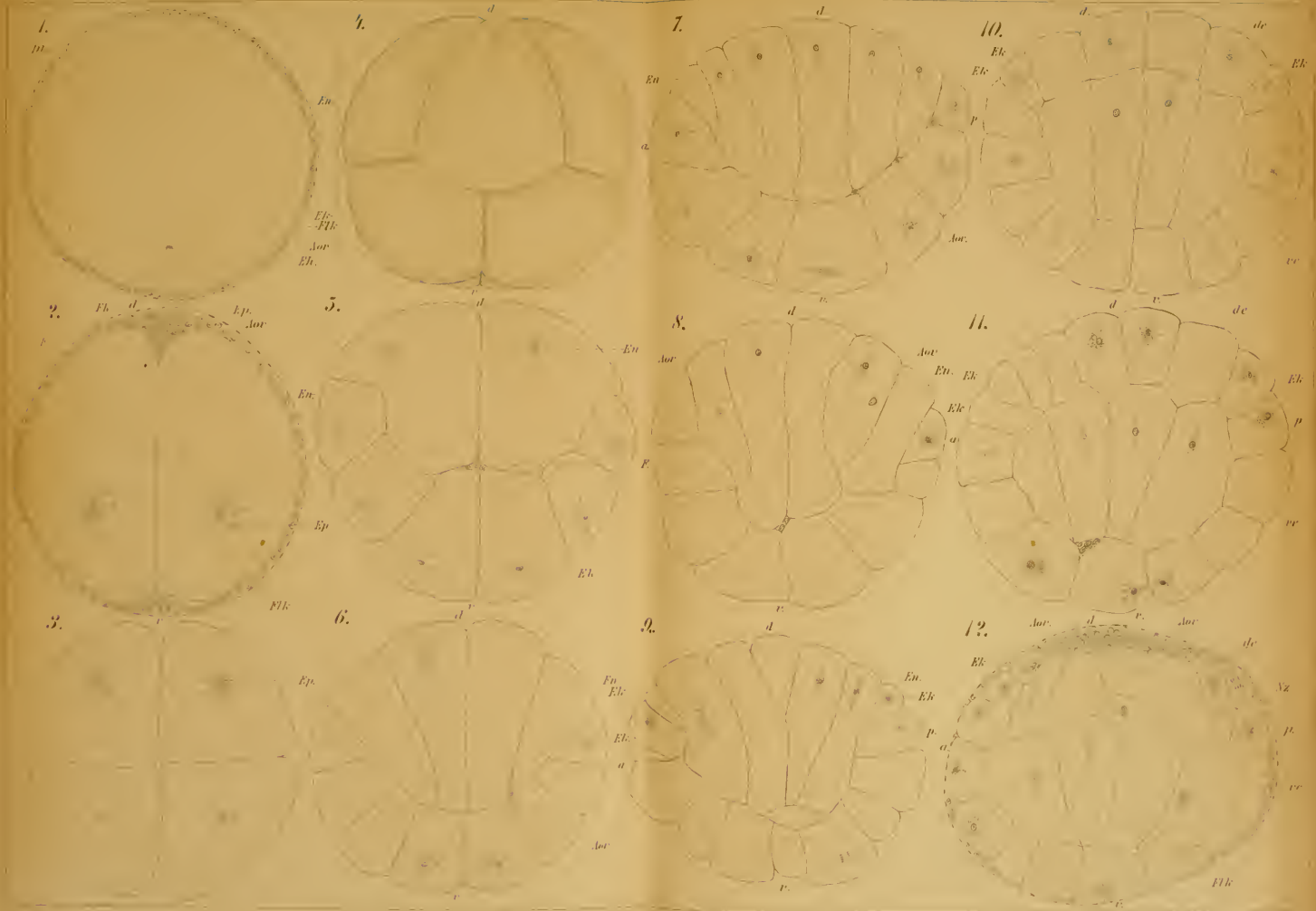


17.

19.

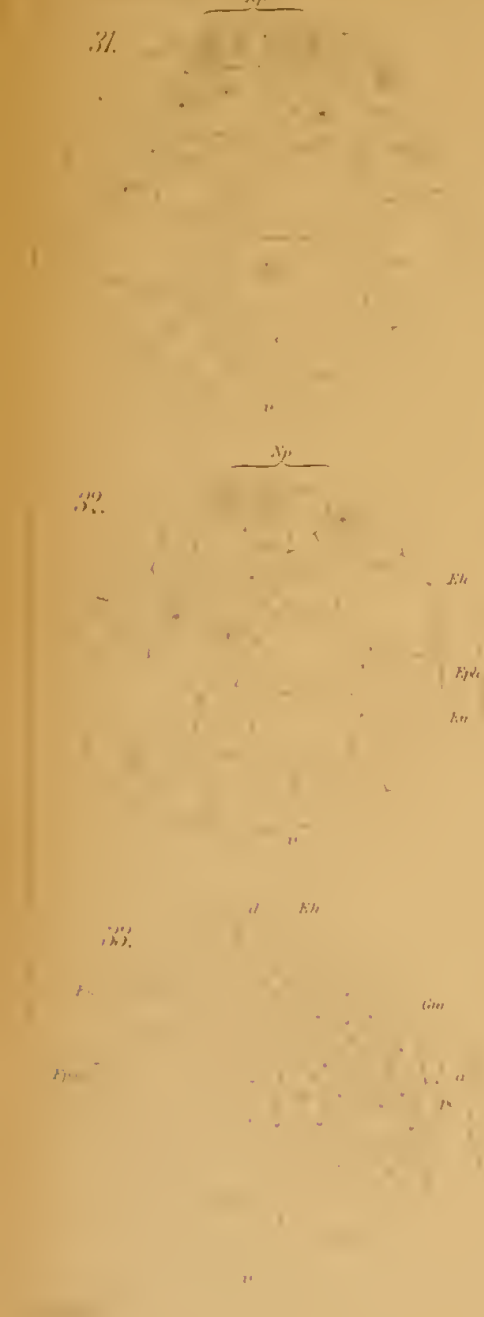





1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
En
Ek
Flk
Aor
Eh.
Ep.
Fh
d
v
a
p
de
vr
Nz

13.
16
19
22
25
28.
14.
17.
20.
23.
26
29
15.
18
21.
24.
27.
30.

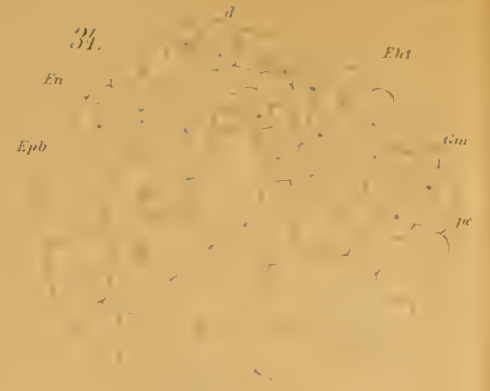
31.



32.

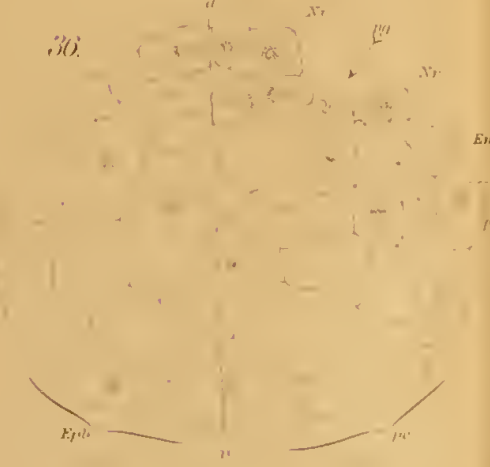
33.

34.

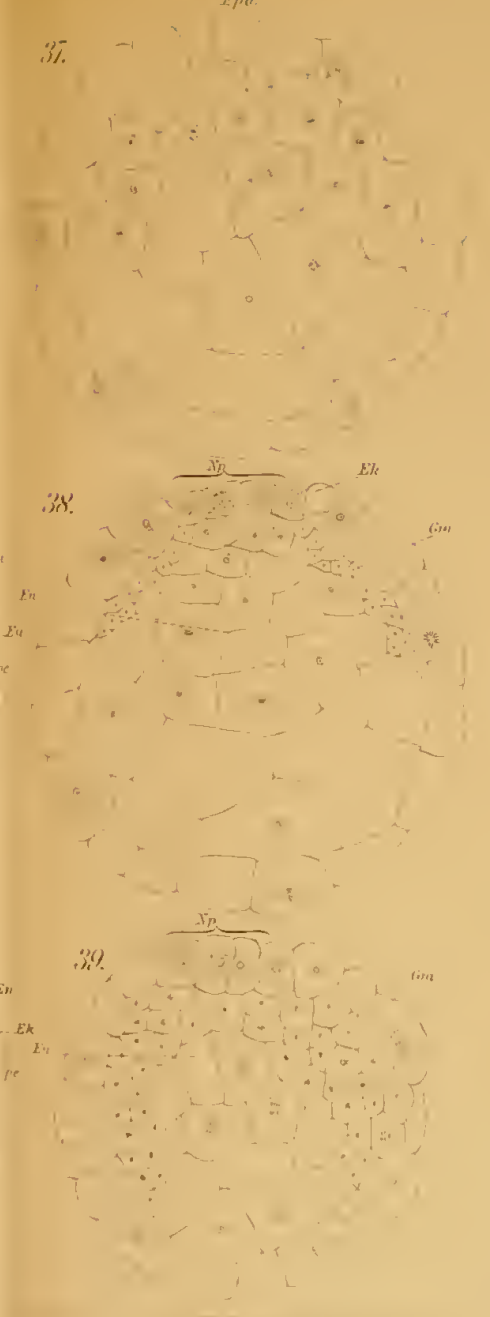


35.

36.



37.



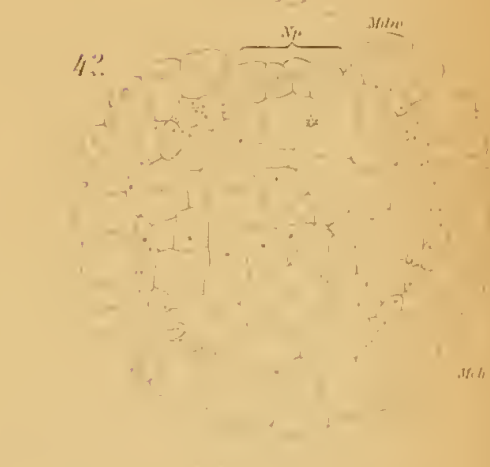
38.

39.

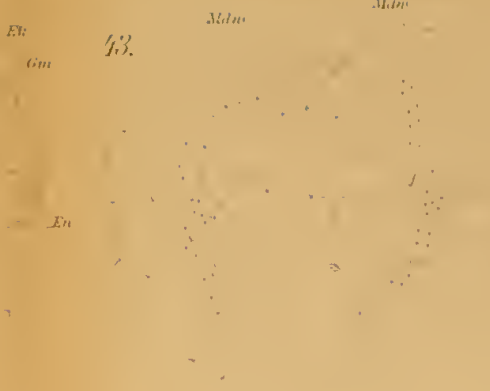
40.

41.

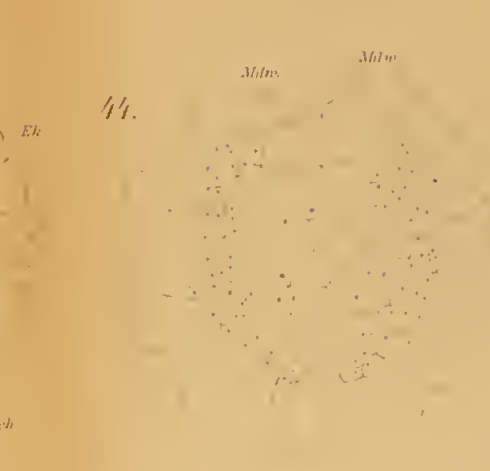
42.



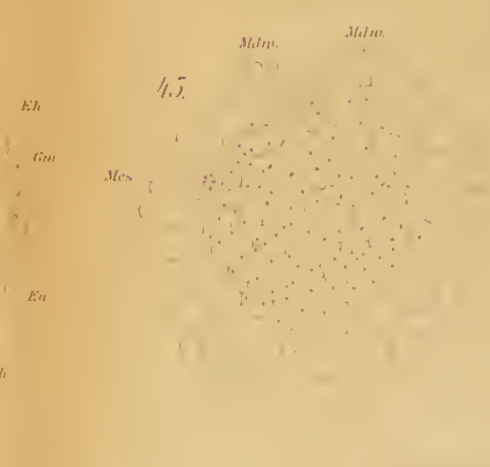
43.

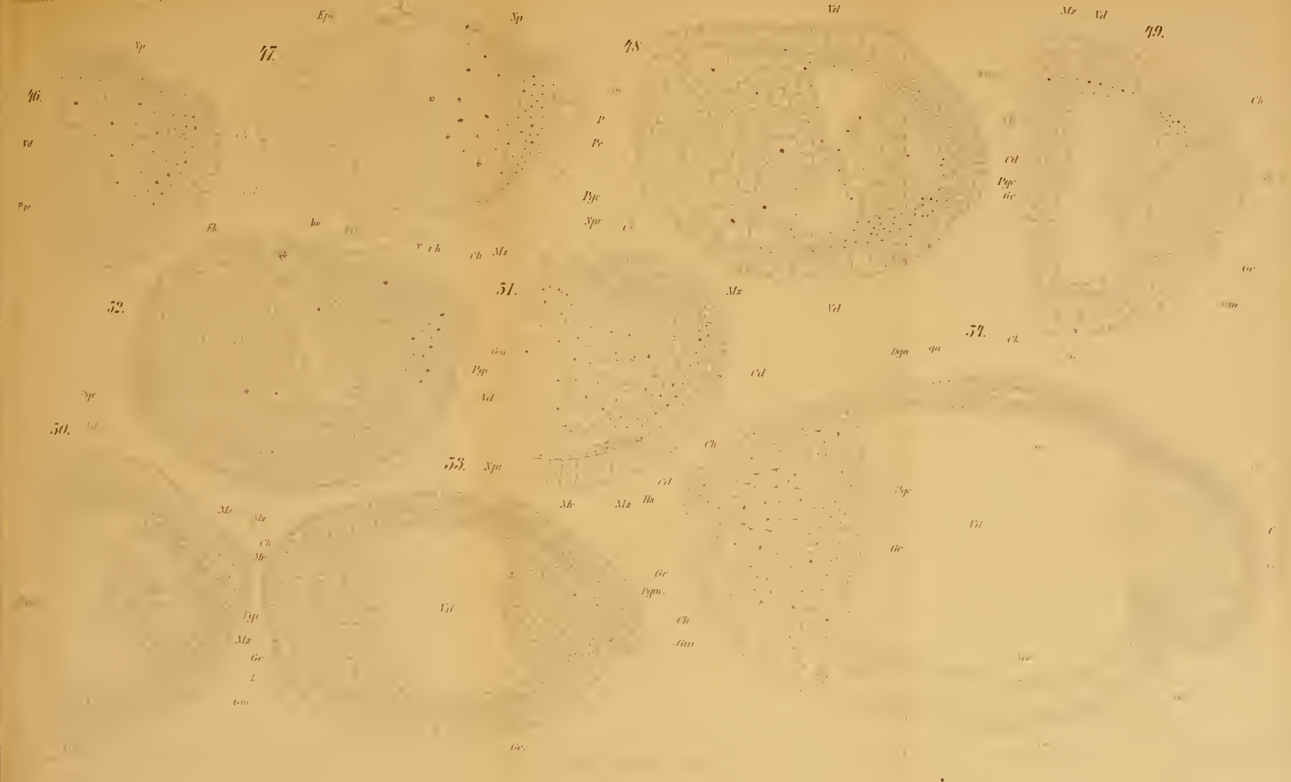


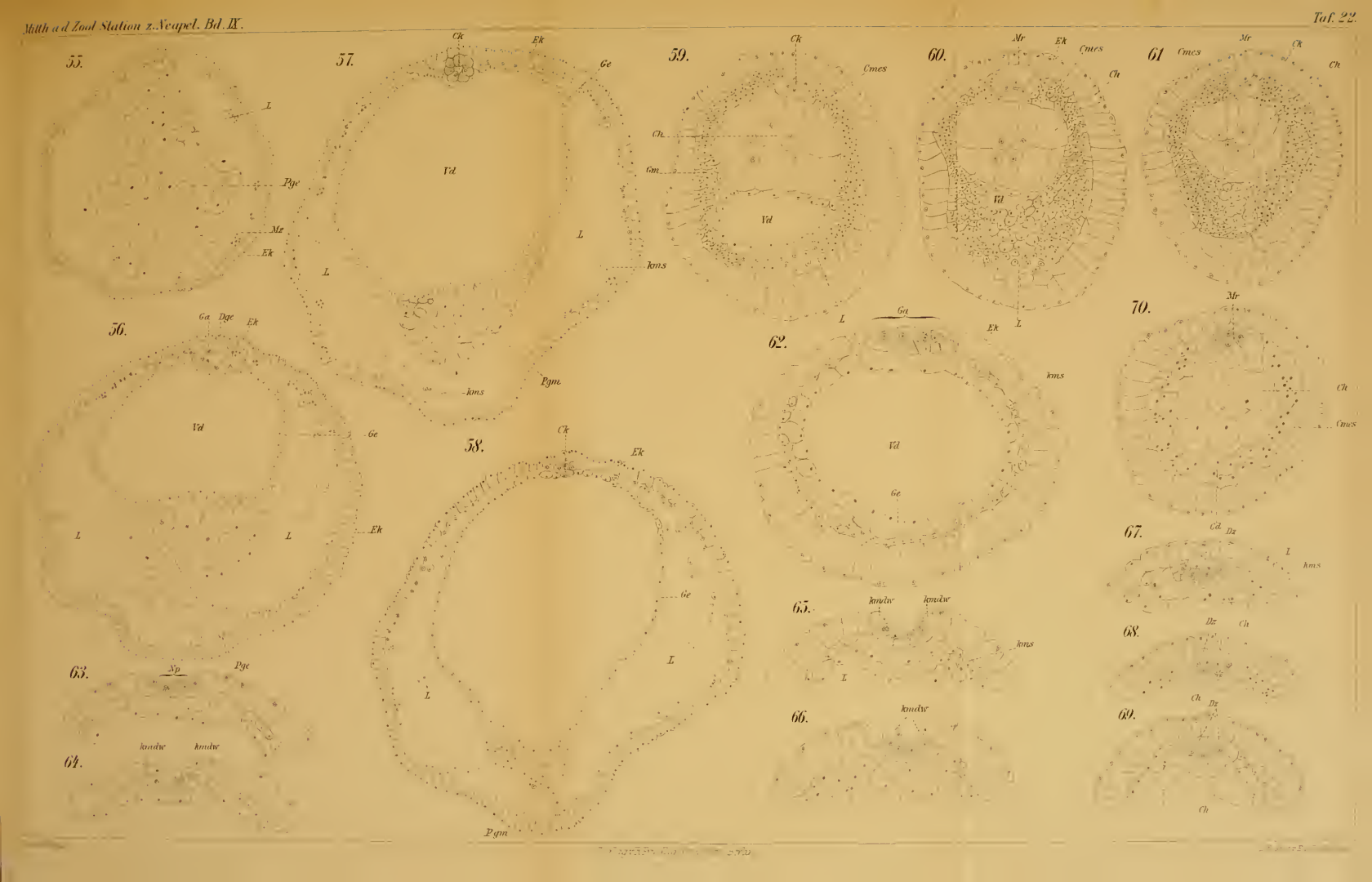
44.



45.




46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
Np
Vd
Mz
Ch
Cd
Pyc
Gc
Gm


55.
L
Pge
Mz
Ek
L
57.
Ck
Ek
Ge
Vd
L
L
kms
Pgm
59.
Ck
Cmes
Ch
Gm
Vd
60.
Mr
Ek
Cmes
Ch
Vd
L
Ek
61
Cmes
Mr
Ck
Ch
70.
Mr
Ch
Cmes
56.
Ga
Dge
Ek
Vd
Ge
L
L
Ek
62.
Ga
L
kms
Vd
Ge
67.
Cd
Dz
L
kms
68.
Dz
Ch
69.
Ch
Dz
Ch
58.
Ck
Ek
Ge
L
L
Pgm
65.
kmdw
kmdw
kms
L
66.
kmdw
63.
Xp
Pge
64.
kmdw
kmdw

71.

72.

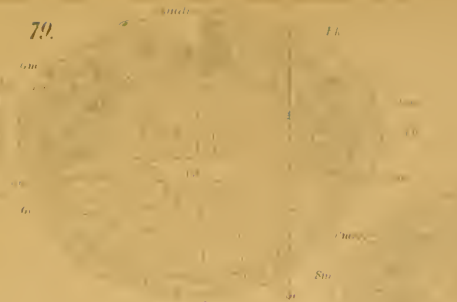
79.

80.

73.

75.

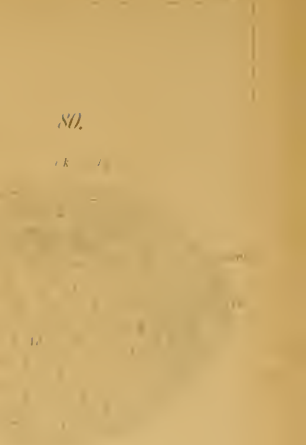
74.



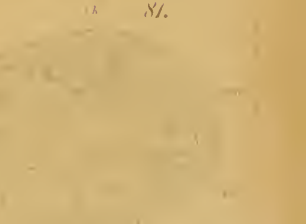
81.

76.

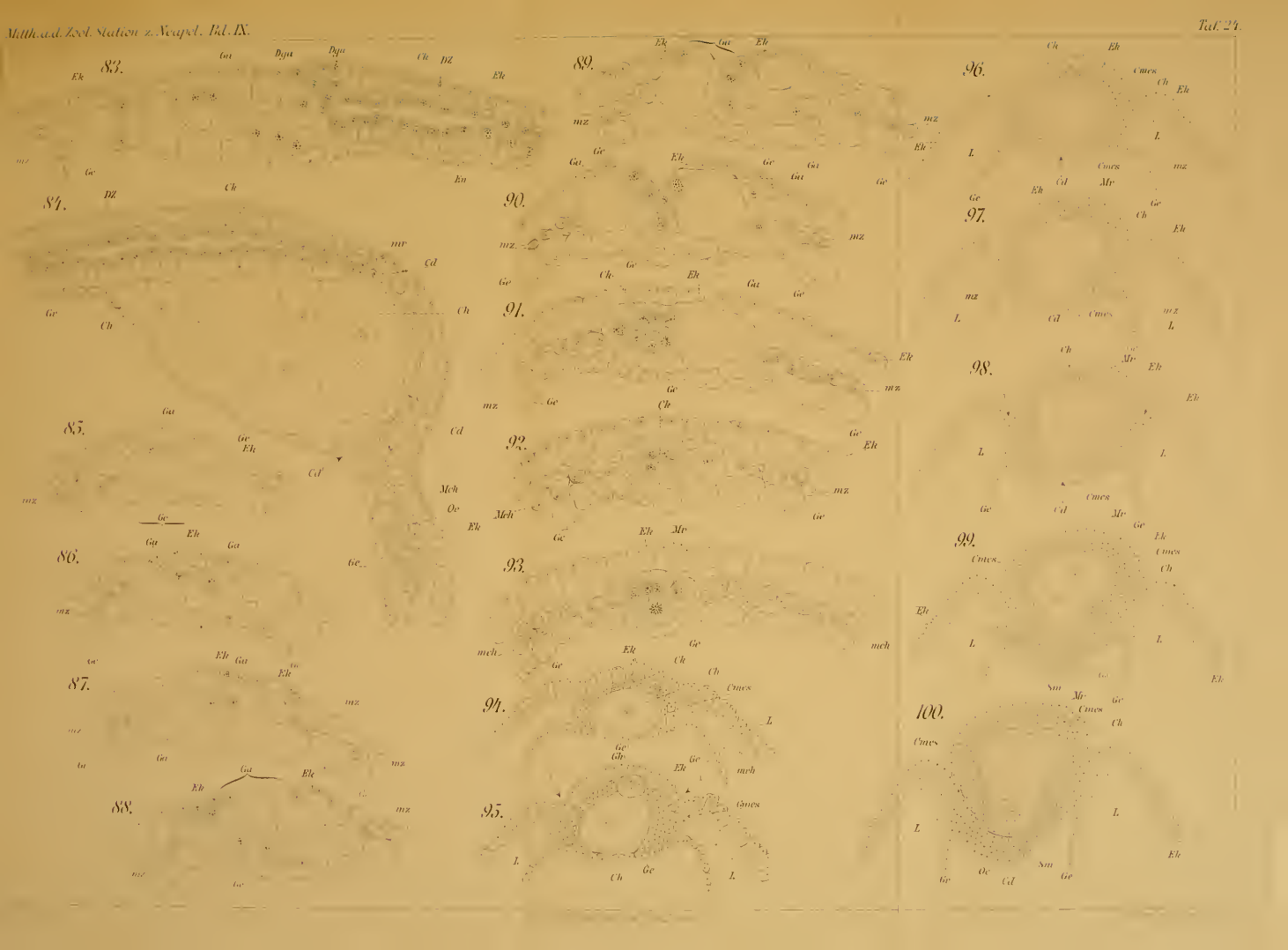
77.



78.



82.


83.
84.
85.
86.
87.
88.
89.
90.
91.
92.
93.
94.
95.
96.
97.
98.
99.
100.

G. v. Koch phot. Verlag von Friedländer & Sohn, Berlin. Lichtdruck von Zedler & Vogel, Darmstadt.

7098
May 25. 1889.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

NEUNTER BAND.

I. HEFT.

MIT 7 TAFELN.

BERLIN,

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1889.

Ausgegeben den 27. April 1889.

Bd. VIII, Heft 1 mit 7 Tafeln und 3 Holzschnitten erschien im März 1888 zum Preise von 14 Mark.
Bd. VIII, Heft 2 mit 14 Tafeln erschien im Juli 1888 zum Preise von 26 Mark.
Bd. VIII, Heft 3 u. 4 mit 4 Tafeln erschien im December 1888 zum Preise von 15 Mark.

Inhalt.

Seite

Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. (Con le tavole 1—4.) 1

Davidoff, M. v., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. (Mit Taf. 5 und 6.) 113

Raffaele, Fed., Note intorno alle specie mediterranee del genere *Scopelus*. (Con la tavola 7.) 179

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

R. Friedländer & Sohn in Berlin, N.W. 6, Carlstrasse 11.

In unseren Verlag ist aus dem Nachlass des Herausgebers in den Vorräthen übergegangen:

Naturhistorisk Tidsskrift

stiftet af Henrik Kröyer

udgivet af

Prof. **J. C. Schiödte** (Kopenhagen).

14 Bände gross 8., 1861—1885, mit ca. 250 Kupfertafeln.

Diese im Selbstverlage des Herausgebers, Prof. J. C. Schiödte in Kopenhagen († 1884), erschienene zoologische Zeitschrift enthält eine grosse Anzahl der wichtigsten Original-Arbeiten, speciell aus dem Gebiete der wissenschaftlichen Zoologie. Wir erwähnen davon nur folgende grössere, mit zahlreichen Abildungen ausgestattete Monographieen:

Bergh, Anatomi af Sancara quadrilateralis. — Om Pleurophyllidierne.
Bergsöe, Philichthys Xiphiae. — Om Italien. Tarantel.
Hansen, Fabrica oris Dipterorum.
Kröyer, Mysidae. — Om Snyltekrebsene (Crustacea Parasita).
Lund, Cladocerernes Morphologi og Systematik.
Meinert, Campodeae. — Danmarks Chilognather. — Myriapoda Musaei Havniensis. — Crustacea Isopoda, Amphipoda et Decapoda Daniae.
Mörch, Revisio Serpulidarum.
Müller, P. E., Danmarks Cladocera. — Jagttagelser over nogle Siphonophorer.
Schiödte, De metamorphosi Eleutheratorum. (Cum 86 tabulis aëneis.) — Krebsdyrenes Sugemund.
Schiödte et Meinert, De Cirolanis. — Symbolae ad monographiam Cymothoarum (Cum 36 tabulis aëneis).
Sörensen, Bidrag til Phalangidernes Morphologi og Systematik. — Om Bygningen af Gonyleptiderne (Arachn.).
Tauber, Om Naidernes Bygning. — Undersögelser over Naidernes kjönlose Formering. — Tanddannelse hos Hvirveldyrene.
Winther, Om Bugfinnernes Bygning hos Cottus og Gobius. — Fiskenes Ansigt.

Die sämmtlich in Kupferstich ausgeführten Tafeln sind von einer künstlerischen Vollendung, wie solche keine andere wissenschaftliche Zeitschrift aufzuweisen hat.

Den (ermässigten) Preis für ein vollständiges Exemplar der Zeitschrift haben wir auf **180 Mark** festgesetzt, behalten uns indess baldige Erhöhung dieses Preises vor, da nur noch eine geringe Anzahl vollständiger Reihen vorhanden ist. — Die Zeitschrift wird nicht fortgesetzt werden.

207.2

2

7098
Oct. 14, 1889.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

NEUNTER BAND.

II. HEFT.

MIT 4 TAFELN UND 10 ABBILDUNGEN IM TEXT.

BERLIN,

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1889.

Ausgegeben den 24. September 1889.

Bd. IX, Heft 1 mit 7 Tafeln erschien im April 1889 zum Preise von 14 Mark.

Inhalt.

Seite

Koch, G. v., Die Antipathiden des Golfes von Neapel. (Mit 10 Abbildungen im Text.) 187

Friedlaender, B., Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. (Mit Tafel 8.) 205

Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Insetti perfetti). (Con le tavole 9—11) 266

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

R. Friedländer & Sohn in Berlin, N.W. 6, Carlstraße 11.

Soeben erschien in unserem Commissions-Verlage:

Monographia

Chrysididarum

orbis terrarum universi

auctore.

Alexandro Mocsary.

Budapestini 1889. in-4. maj.

XV et 643 pg. cum 2 tabulis aeneis.

Preis 32 Mark.

Diese auf Kosten der Ungarischen Akademie der Wissenschaften herausgegebene umfassende Arbeit enthält die sorgfältige Beschreibung, nach Typen, der sämmtlichen bis jetzt bekannten 733 Arten von Chrysididen der ganzen Erde.

Verlag von **Friedrich Vieweg & Sohn** in **Braunschweig.**

(Zu beziehen durch jede Buchhandlung.)

Soeben erschien:

Lehrbuch

der praktischen vergleichenden Anatomie

von

Carl Vogt und **Emil Yung,**

Director Assistent

des Laboratoriums für vergleichende Anatomie und Mikroskopie der Universität Genf.

Zweiter Band. Mit zahlreichen eingedruckten Abbildungen. gr. 8. geh. **1.** und **2. Lieferung. Preis 4 Mark.**

7098.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

NEUNTER BAND.

III. HEFT.

MIT 4 TAFELN.

BERLIN,

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1890.

Ausgegeben den 15. Juni 1890.

Bd. IX, Heft 1 mit 7 Tafeln erschien im April 1889 zum Preise von 14 Mark.
Bd. IX, Heft 2 mit 4 Tafeln u. 10 Abbildungen im Text erschien im September 1889 zum Preise von 9 Mark.

Inhalt.

Seite

Raffaele, F., Sullo spostamento postembrionale della cavità addominale nei Teleostei. (Con le tavole 12 e 13) 305

Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. (Mit Tafel 14 u. 15.) 330

Lo Bianco, S., Metodi usati nella Stazione zoologica per la conservazione degli animali marini 435

Ambronn, H., Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken. . . . 475

—— Über das Leuchten der Sapphirinen 479

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

Verlag von **Joh. Ambr. Barth in Leipzig.**

Ern. Henr. Weber

De Aure et Auditu Hominis et Animalium.

Pars I (unica):

De Aure Animalium Aquatilium.

Lipsiae 1820.

124 u. 34 Seiten. 4°. Mit 10 Kupfertafeln.

(Statt Mark 10,50) **5 Mark.**

Von diesem lange vergriffenen Werk sind durch Neudruck der Tafeln von den Originalplatten einige Exemplare completirt worden, und werden zu obigem Preise abgegeben

---

Verlag von **R. Friedländer & Sohn, Berlin N.W. 6,** Carlstraße 11.

Soeben erschien:

Dr. Carl Agardh Westerlund

Fauna der in der Palaearctischen Region

(Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Egypten, Tripolis, Tunesien, Algerien und Marocco) lebenden

Binnenconchylien

1886—1890.

Zwei Theile in 7 Heften, mit 1 Supplementheft.

1930 Groß-Oktav-Seiten.

Preis 63 Mark.

Jedes Heft wird einzeln abgegeben. Verzeichnis auf Verlangen gratis.

Im Laufe dieses Sommers erscheint ein *Allgemeines Register der Fauna*, zugleich ein Vollständiger Catalog der palaearctischen Binnenconchylien.

In keiner Litteratur

giebt es eine solche vollständige Mollusken-Fauna eines so weiten Gebietes. Dabei begnügt sich der Verfasser (der Autor von »Fauna Molluscorum Sueciae, Norwegiae et Daniae« und zahlreicher anderer wohlbekannter Werke) nicht mit kurzen Diagnosen, sondern fügt einer jeden Species eine ausführliche — auch für Laien verständliche — Beschreibung bei, die oft 1/3—1/2 Seite umfasst.

Für jeden Sammler und Forscher unentbehrliches Handbuch.

7098.

MITTHEILUNGEN

AUS DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL

ZUGLEICH EIN

REPERTORIUM FÜR MITTELMEERKUNDE.

NEUNTER BAND.

IV. HEFT.

MIT 10 TAFELN UND 29 ZINKOGRAPHIEN.

BERLIN,

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN.

1891.

Ausgegeben den 15. Januar 1891.

Bd. IX, Heft 1 mit 7 Tafeln erschien im April 1889 zum Preise von 14 Mark.
Bd. IX, Heft 2 mit 4 Tafeln u. 10 Abbildungen im Text erschien im September 1889 zum Preise von 9 Mark.
Bd. IX, Heft 3 mit 4 Tafeln erschien im Juni 1890 zum Preise von 11 Mark.

Inhalt.

Seite

Lwoff, B., Über Bau und Entwicklung der Chorda von *Amphioxus*. (Mit Tafel 16.) 483

Cano, G., Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. (Con la tavola 17.) . . . 503

Davidoff, M. v., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. II. (Mit Tafel 18—24 und 1 Zinkographie.) 533

Koch, G. v., Die Alcyonacea des Golfes von Neapel. (Mit 28 Zinkographien im Text und Tafel 25 in Lichtdruck.) 652

Die Herren Mitarbeiter der »Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel« erhalten von ihren Abhandlungen 40 Separatabzüge.

Verlag von **R. Friedländer & Sohn, Berlin N.W. 6,** Carlstraße 11.

In unserem Verlage erschien soeben:

Fauna der in der Paläarctischen Region

(Europa, Kaukasien, Sibirien, Turan, Persien, Kurdistan, Armenien, Mesopotamien, Kleinasien, Syrien, Arabien, Egypten, Tripolis, Tunesien, Algerien und Marocco)

lebenden Binnenconchylien

von

Dr. Carl Agardh Westerlund.

Allgemeines Register.

128 Seiten nebst 8 Seiten Zusätze, gr. 8. Preis *M* 4,50.

Mit diesem Hefte ist »Westerlund's Fauna« abgeschlossen.

Preis des vollständigen Werkes: 7 Hefte nebst Supplement und Register *M* 67,50.

Einzelne Hefte werden bis auf Weiteres noch abgegeben:

Heft I: Familiae Testacellidae, Glandinidae, Vitrinidae et Leucochroïdae. 1886. 95 p. *M* 3,50.

Heft II: Genus Helix. 1889. 473 u. 31 p. *M* 16.

Heft III: Genera Buliminus, Sesteria, Pupa, Stenogyra et Cionella. Mit' Beilage: Nachträge und Berichtigungen zum Heft 1, 3—6. 1887. 198 u. 26 p. *M* 7,50.

Heft IV: Subfamilia Pupina. Genera Balea et Clausilia. 1885. 7 u. 230 p. *M* 7,50.

Heft V: Familiae Succinidae, Auriculidae, Limnaeidae, Cyclostomidae et Hydrocenidae, 1885. 157 p. *M* 5,50.

Heft VI: Familiae Ampullaridae, Paludinidae, Hydrobiidae, Melanidae, Valvatidae et Neritidae. 156 p. u. 13 p. Register. 1887. *M* 5,50.

Heft VII: Malacozoa Acephala. 1890. 350 p. u. 15 p. Register. *M* 11,50.

Supplement: Zusätze zu Heft I—VII. 1890. 179 p. *M* 6.—.

Gleichzeitig erschien alz Ergänzung zu dem Hauptwerke:

Katalog

der in

der Paläarctischen Region

lebenden

Binnenconchylien

von

Dr. Carl Agardh Westerlund.

224 und 128 Seiten. gr. 8. Preis 12 *M*.

Harvard MCZ Library
3 2044 066 304 916

Date Due

MAR 31 '98